

Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie  
und -Embryologie des Fachbereiches Veterinärmedizin  
der Freien Universität Berlin

---

**DIE POSTNATALE ENTWICKLUNG DES EPENDYMS  
IM ZENTRALKANAL DES RÜCKENMARKS  
DER KATZE (FELIS DOMESTICA).**

Inaugural-Dissertation

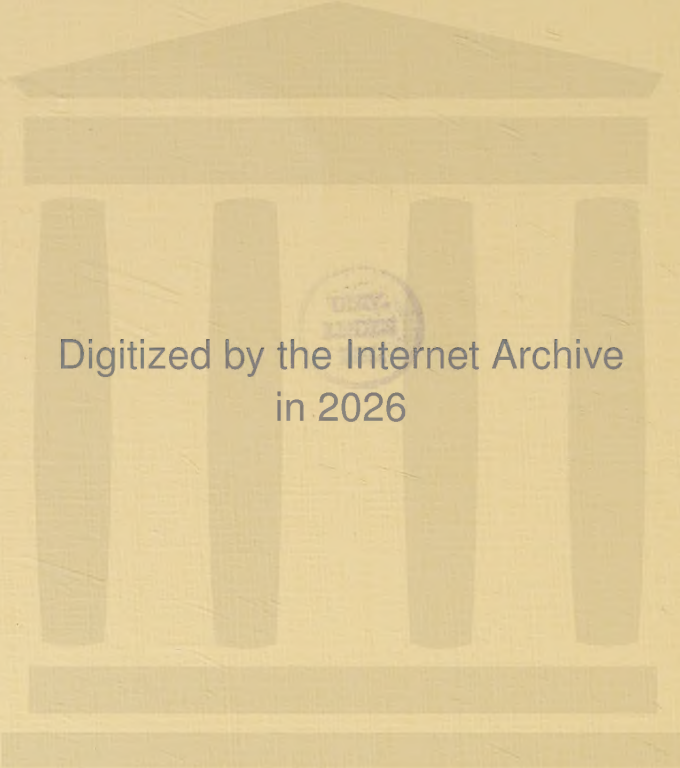
zur

Erlangung des Grades eines Doktors der Veterinärmedizin  
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Claudia Timner, geb. Schläger  
Tierärztin aus Warendorf

Berlin 1983  
Journal-Nr. 1148



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

[https://archive.org/details/IA41546607\\_0011](https://archive.org/details/IA41546607_0011)





Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie  
und -Embryologie des Fachbereichs Veterinärmedizin  
der Freien Universität Berlin

---

DIE POSTNATALE ENTWICKLUNG DES EPENDYMS IM ZENTRAL-  
KANAL DES RÜCKENMARKS DER KATZE (FELIS DOMESTICA).

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Grades eines Doktors der Veterinärmedizin  
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Claudia Timmer, geb. Schläger  
Tierärztin aus Warendorf

Berlin 1983  
Journal-Nr. 1148

**Gedruckt mit Genehmigung  
des Fachbereiches Veterinärmedizin  
der Freien Universität Berlin**

**Fachbereichssprecher:**

Prof. Dr. F. Hörchner

**Referent:**

Prof. Dr. G. Böhme

**Korreferent:**

Prof. Dr. H. G. Baumgarten

**Tag der Promotion:**

4. November 1983

## Inhaltsverzeichnis

|                                           | Seite |
|-------------------------------------------|-------|
| A. Einleitung                             | 5     |
| B. Literaturübersicht                     | 6     |
| I. Ependym                                | 6     |
| II. Liquorkontaktneurone                  | 10    |
| III. Subependymale Schicht                | 11    |
| IV. Septum dorsale                        | 11    |
| C. Eigene Untersuchungen                  | 13    |
| I. Material und Methoden                  | 13    |
| II. Lichtmikroskopische Befunde           | 16    |
| 1. Neugeborene und eine Woche alte Katzen |       |
| a) Ependym                                | 16    |
| b) Subependymale Schicht                  | 17    |
| c) Septum dorsale                         | 17    |
| 2. Vier Wochen alte Katze                 |       |
| a) Ependym                                | 18    |
| b) Subependymale Schicht                  | 18    |
| c) Septum dorsale                         | 20    |
| 3. Acht Wochen alte Katze                 |       |
| a) Ependym                                | 20    |
| b) Subependymale Schicht                  | 21    |
| c) Septum dorsale                         | 21    |
| 4. Adulte Katze                           |       |
| a) Ependym                                | 21    |
| b) Subependymale Schicht                  | 22    |
| c) Septum dorsale                         | 22    |

|                                       | Seite |
|---------------------------------------|-------|
| III. Elektronenmikroskopische Befunde | 23    |
| D. Diskussion                         | 31    |
| E. Zusammenfassung                    | 44    |
| F. Abbildungen                        | 47    |
| G. Literaturverzeichnis               | 87    |

## A. Einleitung

Die mit Liquor cerebrospinalis gefüllten Hohlräume des Zentralnervensystems sind mit einer epithelialen Neuroglia, den Ependymzellen, ausgekleidet. Form, Struktur und Oberflächen-differenzierungen dieser Zellen sind im Bereich der Hirnventrikel regional verschieden. Zuletzt hat LEONHARDT (1980) diese Unterschiede in einem Handbuchbeitrag ausführlich dargestellt.

Nur mit wenigen Sätzen wird in dieser Übersicht das Ependym des Zentralkanals im Rückenmark erwähnt. Das ist insofern verständlich, als die eingehenden Untersuchungen über das Ependym sich in den letzten Jahrzehnten auf die Ventrikelregionen konzentriert haben und der Zentralkanal fast ausgeklammert worden ist. Darstellungen von regionalen Besonderheiten des Zentralkanals gehen auf Untersuchungen um die letzte Jahrhundertwende zurück.

Dabei ist das Ependym bereits während der Entwicklung des Rückenmarks bemerkenswert, da es sowohl dorsal als auch ventral lange Zeit die ursprüngliche Verbindung zur äußeren Oberfläche bewahrt. Das Septum medianum dorsale wird auch postnatal als ependymale Bildung angesprochen. Schon diese Tatsache verbietet eine pauschale Charakterisierung des spinalen Ependyms.

Es war deshalb das Ziel der vorliegenden Untersuchung, die postnatale Entwicklung des Ependyms im Rückenmark der Katze zu verfolgen, die Ependymzellen zu charakterisieren und in ihren Verbindungen zu anderen Strukturen darzustellen. Das betrifft insbesondere die Beziehungen zum Septum dorsale und den Vergleich mit den ventrikulären Tanyzyten.

## B. Literaturübersicht

Wie in der Einleitung bereits erwähnt, gibt es keine zusammenfassenden Darstellungen über das Ependym des Zentralkanals. Einzelpublikationen greifen bestimmte Strukturen heraus und vermögen damit ebenfalls kein zusammenhängendes Bild zu vermitteln. Nur ganz wenige Berichte gibt es über das Ependym des Zentralkanals im Rückenmark der Katze, wenn man von einigen Beschreibungen der embryonalen Entwicklung absieht. Im folgenden werden deshalb die Berichte über die Verhältnisse bei der Katze durch Angaben über andere Säugetiere und den Menschen ergänzt.

### I. Ependym

Spärliche Angaben über das Ependym im Rückenmark der erwachsenen Katze findet man bei BLACH (1906). Er stellt fest, daß der Zentralkanal des Halsmarkes sich allmählich zum Brustmark hin verbreitert, dann wieder schmaler und im Lendenmark wieder breiter wird. Gesäumt wird der Zentralkanal von einem einschichtigen Ependym, das aus kubischen, locker angeordneten Zellen mit länglichem Kern besteht.

Ausführlicher beschreibt TAKEICHI (1966) das Ependym juveniler Katzen. Da er in seiner elektronenmikroskopischen Untersuchung über die Feinstruktur der Ependymzellen feststellt, daß die Zellen, die das Ventrikelsystem und den Zentralkanal auskleiden, sich zwar je nach Alter und Lokalisation in ihrer Form unterscheiden, sich aber allgemeine morphologische Charakteristika, jeweils für das apikale und basale Zytoplasma der verschiedenen Ependymzellen finden lassen, verzichtet er auf eine gesonderte Darstellung der den Zentralkanal und die Hirnventrikel auskleidenden Ependymzellen. Diese ähneln in ihrer Feinstruktur bei Katzen im Alter von 15 und 30 Tagen im wesentlichen denen anderer Säugetiere. Einige charakteristische Merkmale werden jedoch hervorgehoben: 1. Tiefe Einkerbungen des Kerns, vornehmlich apikal, über denen sich zahlreiche

Zellorganellen befinden. 2. 7 - 8 nm dicke Filamente, die in Bündeln im basalen und lateralen Zytoplasma angeordnet sind, und 15 - 20 nm dicke Mikrotubuli, die verstreut im Zytoplasma liegen. 3. Im Vergleich zu anderen Säugetieren eine geringe Anzahl von Vesikeln.

TAKEICHI teilt die Ependymzellen nach der Ausbildung der basalen Fortsätze in drei Gruppen ein: Sie können einfach sein, verzweigt sein, oder sie fehlen ganz.

BOOZ et al. (1979) untersuchten den Zentralkanal erwachsener gesunder Katzen im Vergleich zu denen mit experimentell erzeugtem Hydrocephalus und stellen fest, daß die Form der Ependymzellen von der Lage am Zentralkanal und der Form des Zentralkanals abhängig ist (isoprismatisch und einreihig bis hochprismatisch und mehrreihig). An der Oberfläche der Ependymzellen beschreiben sie Büschel langer Zilien. Die lateralen Ependymzellen weisen lange Zellfortsätze mit Ausrichtung in die Substantia intermedia centralis auf. Die Arbeit kommt zu dem Ergebnis, daß die Katze weder sub- noch interependymale Basalmembranlabyrinth am Zentralkanal besitzt. Ferner wird festgestellt, daß die Ausstattung der Ependymzellen mit Organellen im wesentlichen dem elektronenmikroskopischen Befund der Standardependymzelle entspricht. Als Besonderheit beschreiben die Verfasser die in vielfältiger Form ausgestülpten apikalen Membranteile der Ependymzellen, wobei nicht immer zu unterscheiden ist, ob es sich dabei um Mikrovilli oder Mikrofalten handelt. Neben Ependymzellen mit Zilien beobachten sie Zellen ohne Zilien und Kinetosomenanschnitte. Die Ependymzellen sind nahe der Oberfläche durch mehrere hintereinander aufgereihte Zonulae adhaerentes verbunden. Sehr selten beobachten die Verfasser lumenseitig davon Zonulae occludentes. Diesem Befund widersprechen SANDRI et al. (1978) in ihrer vergleichenden Untersuchung über einen Knochenfisch (*Sternarchus albifrons*) mit der erwachsenen Katze. Danach besteht die Schlußleiste des Ependyms im Zentralkanal der Katze nicht aus tight-junctions, sondern aus gap-junctions gefolgt von ausgedehnten Zonulae adhaerentes. Desmosomen können sie im

Zentralkanal der Katze ebenfalls nicht beobachten.

Eine umfassende lichtmikroskopische Untersuchung des Rückenmarks des Kaninchens stammt von SPATZ (1918). Er unterscheidet bei neugeborenen Tieren polare (dorsale und ventrale) und laterale Ependymzellen. Letztere sind kurz und außerordentlich dichtgedrängt, so daß ein mehrschichtiges Epithel vorgetäuscht werden kann. Die Ependymzellen stehen in einer geschlossenen, gegen die folgende subependymale Schicht scharf abgesetzte Epithelreihe. Die polaren Ependymzellen fallen dadurch auf, daß sie in die benachbarten Gliaelemente überzugehen scheinen und ihre Kerne weiter vom Lumen des Zentralkanals weggerückt sind, mit dem sie durch einen langen, schmalen Protoplasma-leib in Verbindung stehen. Die Zilien sind hier entsprechend spärlicher. Es wird vermutet, daß die beiden Pole des Zentralkanals Proliferationsstellen sind, von denen aus Ependym-elemente sich von der Matrix lösen, um sich vermutlich in nichtependymale Gliazellen umzuwandeln. Beim erwachsenen Kaninchen sind die Unterschiede zwischen polaren und lateralen Zellen nicht mehr deutlich.

Daß das Aussehen des Ependyms außerordentlich variabel ist, beschreiben KULENKAMPFF und KRBEK (1959) in ihrer Untersuchung über das Rückenmark der erwachsenen Maus und beobachten, daß die lateralen Zellen in einer Schicht angeordnet sind, am dorsalen und ventralen Pol oft in Gruppen liegen und durch größere und hellere Kerne auffallen.

SULZMANN (1961) findet im Zervikalkanal des erwachsenen Hundes die inselartige Anordnung dreier verschiedener Ependymzellgruppen: 1. Kubisches epithelartiges Ependym mit langen Zilien. 2. Bezirke aus Ependymzellen von wechselnder Höhe, teils mit Zilien versehen und von einem wolkigen basophilen Sekret erfüllt. 3. Auffallend hohe Ependymzellen mit langen, radiär und zugleich schräg verlaufenden Fortsätzen, die den Tanyzyten niederer Tiere ähneln und keilförmig angeordnet sind. SULZMANN vermutet, daß es sich bei diesen Bezirken um funktions-tüchtig gebliebene Inseln von Matrixependym handelt, die in erster Linie für den Nachschub an Astro- und Oligodendrozyten im Rückenmark verantwortlich sind.

Über die Form des Zentralkanals der Maus sagt STURROCK (1981), daß er postnatal in den meisten Bereichen spaltförmig ist. Während der Entwicklung zeigt das Ependym zunächst keine Unterschiede zu dem der Ventrikel, bekommt aber allmählich die für den Zentralkanal charakteristischen Merkmale. In den Ependymzellen der fünf Tage alten Maus beobachtet er Glykogengranula und ausgeprägtere Mikrofilamentbündel, als sie in fibrillären Astrozyten zu finden sind. Der Zentralkanal weist membranumhüllte Areale auf, die helle und dunkle Grundsubstanz enthalten. Die dunkle Grundsubstanz ist glykogenhaltiger als die helle. Bei der erwachsenen Maus ist die Glykogenmenge in den Ependymzellen reduziert. Das Auftreten nur geringer Glykogenmengen in den Ependymzellen und im Zentralkanal verschiedener erwachsener Säugetiere (u. a. Katze) wird von SARNAT et al. (1975) bestätigt.

KOELLIKER (1896) beobachtet, daß in den meisten Fällen beim erwachsenen Menschen im Rückenmark eine enge, röhrenförmige Höhlung besteht, die von einer besonderen Zelllage, dem Ependym, ausgekleidet ist. Er sieht diesen Canalis centralis als Rest des beim Foetus sehr viel weiteren und mit flimmerndem Epithel ausgestatteten Hohlraumes an.

KASANTIKUL et al. (1979) untersuchten die Größe des menschlichen Rückenmarks im Verhältnis zum Alter. Während bei Neugeborenen der Zentralkanal von einem mehrreihigen, mit Zilien ausgestatteten Ependym ausgekleidet ist, wird es nach dem 10. Lebensjahr einschichtig. Nach dem 20. Lebensjahr obliteriert für gewöhnlich der Zentralkanal durch Proliferation der Ependymzellen und der subependymalen Astrozyten, die eine hohe mitotische Aktivität bis ins Erwachsenenalter beibehalten. Im Gegensatz dazu glaubt AGDUHR (1932), daß in seltenen Fällen beim Menschen und anderen Wirbeltieren die Ependymzellen kleiner werden und sogar vollständig verschwinden können. Bei der Übertragung der Befunde vom Menschen auf Säugetiere ist zu beachten, daß die Ependymzellschicht um den Zentralkanal bei Säugetieren deutlicher ausgeprägt ist als beim erwachsenen Menschen (KAMIMURA, 1933).

KOHNO (1969) fällt bei der Untersuchung des Ependyms des Zentralkanal der Ratte auf, daß das Zytoplasma reich an Filamenten ist. Vor allem beschreibt er eine dünne Schicht paralleler Filamente, die in Höhe der ersten Zonula adhaerens im apikalen Zytoplasma liegt. Jede Zelle ist mit 1 - 4, gewöhnlich 2 Zilien ausgestattet. In einer späteren Arbeit (NAKAYAMA u. KOHNO, 1974) bestätigen die Autoren diesen Befund und finden beim Kaninchen ca. 25 Zilien pro Zelle. OHTSUKI (1972) beobachtet beim Kaninchen pro Ependymzelle 12 - 15 Zilien und stellt zwischen den Zellen keine Unterschiede in der Zilienanzahl fest. LEONHARDT (1980) findet im Gegensatz zu KOHNO auch bei der Ratte Zilienbüschel im Ependym des Zentralkanal.

## II. Liquorkontaktneurone

Bereits 1922 beschreibt AGDUHR bei der Katze Nervenzellen zwischen Ependymzellen. Die Perikaryen der intraependymalen Nervenzellen liegen bei der erwachsenen Katze fast regelmäßig peripher vom Ependym, nur bei der neugeborenen Katze befinden sie sich intraependymal.

Die Bezeichnung Liquorkontaktneuron geht auf VIGH et al. (1969) zurück, denen aufgefallen war, daß bestimmte Nervenzellen die Schranke durchbrechen, die normalerweise von den Ependymzellen als Gliazellen zwischen Liquor und Nervenzellen gebildet wird. Da ein wesentlicher Gesichtspunkt dieser Neurone der Kontakt mit dem Liquor zu sein scheint, nannten sie sie Liquorkontaktneurone.

Die in den Zentralkanal ragende Auftreibung des Liquorkontaktneurons enthält zahlreiche Mitochondrien, Vesikel von 25 bis 55 nm Durchmesser und Lysosomen (TAKEICHI, 1966).

Liquorkontaktneurone wurden auch bei anderen Säugetieren, u. a. bei Igel, Hund, Ratte, Maus, Meerschweinchen und Katze gefunden (VIGH u. VIGH-TEICHMANN, 1971).

LEONHARDT (1976) fand im Rückenmark des Kaninchens die Liquorkontaktneurone in einem etwa 8 µm breiten, längs verlaufenden, weitgehend zilienfreien Streifen in der ventralen Wand des Zentralkanal. In der dorsalen Medianebene fand er nur wenige.

Er teilt sie in zwei Hauptgruppen: 1. Große, kugelige Auftreibungen mit zahlreichen Mitochondrien ohne Mikrovilli. 2. Liquorkontaktneurone mit wenigen Mitochondrien und zahlreichen, in den Liquor gerichteten Mikrovilli.

### III. Subependym

Unter dem Ependym ist eine Gewebeschicht ausgebildet, die regional unterschiedlich zusammengesetzt ist. Während sie im Gehirn genauer untersucht wurde (siehe LEONHARDT, 1980), sind mir über diese Schicht im Rückenmark keine detaillierten Untersuchungen bekannt geworden.

Im Rückenmark der Maus finden KULENKAMPFF und KRBK (1959) um das Ependym gruppiert Elemente, die im wesentlichen keulenförmig sind und deren einziger Zellfortsatz gegen die Peripherie gerichtet ist und nicht selten an einem Gefäß endet. Mit zunehmender Entfernung vom Ependym nehmen diese "Übergangszellen" (Keulenzellen) allmählich die Charakteristika der jeweiligen Neurogliazellen an: zum Vorderhorn die der Astrozyten, zum Hinterhorn die der Oligodendrozyten. Es werden in den Keulenzellen aus dem Ependym ausgewanderte Elemente vermutet, die dem Zellenachschub in die Peripherie dienen.

KAMIMURA (1933) bezeichnet die um den Zentralkanal gelagerten Zellen als Mikrogliazellen und findet dicht unter dem Ependym auch Oligodendrozyten.

### IV. Septum dorsale

In frühen intrauterinen Entwicklungsstadien spielen die Ependymzellen eine bedeutende Rolle, indem sie ein primäres Stützgerüst des Neuralrohres bilden, das später allmählich mit der Ausbildung des eigentlich gliösen Gerüsts mehr und mehr an Bedeutung verliert (SPATZ, 1918).

Infolge von mitotischen Teilungen des Neuralepithels ist eine zunehmende Wandverdickung des Neuralrohres, besonders im lateralen Bereich, zu beobachten, während die Wandung im dorsalen und ventralen Bereich in den Frühstadien der Entwicklung dünn bleibt. Dieser Prozeß kommt in der Bildung des aus verlänger-

ten Ependymzellen bestehenden dorsalen Ependymseptums und einer entsprechenden ventralen Bildung zum Ausdruck. Diese Ependymsepten, bzw. Ependymkeile bestehen aus langen Ependymzellen, die die innere und äußere Oberfläche des Neuralrohres - im Gegensatz zu den seitlichen Partien - verbinden (KOELLIKER, 1896; RETZIUS, 1891). Sie bleiben in der weiteren Entwicklung bestehen und bilden dorsal das Septum medianum (KEIBEL, 1912).

Nach SPATZ (1918) persistieren Reste der Keile und sind als letzte Kennzeichen des ehemaligen Stützgerüsts auch noch beim Erwachsenen wiederzufinden. Die Ependymzellfortsätze des hinteren Keils gehen in das Septum dorsale über, das dann durch Ausbildung von Gefäßen auch mehr oder weniger reichlich Bindegewebsbestandteile enthält und an dessen peripherem Ende sich später sekundär eine Fissur bilden kann.

Die Aussage, daß die Ependymzellen ihre Fortsätze durch die vorderen und hinteren Kommissuren peripher senden, also ein ventraler wie auch dorsaler Ependymkeil bestehen bleibt, wird auch von BIACH (1906, Katze), KAMIMURA (1933, Säugetiere) und KULENKAMPFF und KRBEK (1959, Maus) getroffen.

Im Gegensatz dazu glaubt CAJAL (1952), daß alle dorsalen ependymalen Zellen im Rückenmark an der Pia mater enden, daß aber die kernführenden Zellkörper in verschiedenen Abständen zum Zentralkanal längs des Septums liegen.

Diese Ansicht vertritt auch AGDUHR (1932), der bei neugeborenen Säugetieren (u. a. Katze) das Septum dorsale von den dorsalen Ependymzellen ausgehen sieht, aber beobachtet, daß nur die Zellen den Zentralkanal erreichen, die vom Grund des Septums ausgehen, alle übrigen Zellen erreichen zwar die Membrana limitans externa, liegen jedoch mit ihren Zellkörpern verschieden weit vom Zentralkanal entfernt.

STURROCK (1981) läßt die Frage offen, ob die ependymalen Zellen im Rückenmark der Maus ein Leben lang Kontakt zur Piaoberfläche behalten. Er vermutet, daß Astrozyten zu der Formation des dorsalen medianen Septums beitragen, daß aber aufgrund der großen Anzahl der Mikrofilamente in den Zell-

fortsätzen nicht auszuschließen ist, daß wenigstens einige ependymale Zellen im Septum verbleiben. Während das dorsale Septum bei der fünf Tage alten Maus noch deutlich hervortritt, aufgrund des Wachstums des Neuropils aber nicht bis zum Zentralkanal zu verfolgen ist, ist es bei der erwachsenen Maus zwischen den kortikospinalen Bahnen leicht zu identifizieren, undeutlich jedoch zwischen den Gracilisbahnen.

Bei der experimentellen Infektion 4 - 6 Wochen alter Mäuse mit dem Sendai-Virus beschreiben SEITZ et al. (1980) eine unterschiedliche Empfänglichkeit von fibrillären Astrozyten und Ependymzellen, da die Infektion im Spinalraum ausschließlich die von Liquor cerebrospinalis umspülten Ependymzellen, die Pia- und Arachnoideazellen betrifft, die marginalen Gliazellen jedoch nicht infiziert werden. Nach SEITZ et al. deutet dies auf eine unterschiedliche Differenzierung dieser Zellen hin. Die Verfasser finden auch neugebildetes Virusantigen in den Ependymzellfortsätzen, die als Strang gebündelt im medianen dorsalen Septum verlaufen.

## C. Eigene Untersuchungen

### I. Material und Methoden

Das Material stammt aus dem Rückenmark von 28 Katzen beiderlei Geschlechts aus der institutseigenen Katzenzucht und umfaßt die Altersstufen neugeboren, 7 Tage, 14 Tage, 4 Wochen, 8 Wochen und adult.

Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden neun neugeborene Katzen, zwei 7 Tage alte, zwei 4 Wochen alte, zwei 8 Wochen alte und zwei adulte Katzen untersucht.

Die Katzen wurden durch Barbituratnarkose betäubt. Nach Eröffnung des Brustraumes wurde die Herzspitze gekappt, eine Knopfkanüle durch die linke Kammer in den Aortenbogen eingeführt und eingebunden. Nach kurzer Spülung mit physiologischer Kochsalzlösung, der 5000 IE Heparin zugesetzt waren, wurde mit der Perfusion der Fixierungsflüssigkeit über eine

Perfusionspumpe begonnen. Zur besseren Kontrolle des Perfusionserfolges wurde das Rückenmark kaudal des Os sacrum durchtrennt. Pro Altersstufe wurde jeweils ein Tier mit BOUIN'schem Fixierungsgemisch und eines mit Formol-Ammonium-Bromid durchspült. Die Menge betrug je nach Größe des Tieres 100 bis 200 ml. Zur Untersuchung gelangte jeweils das 5. Zervikalsegment, das 5. Thorakalsegment und das 4. Lumbalsegment. Die mit BOUIN'scher Lösung durchspülten Gewebeblöcke wurden ca. 24 Stunden nachfixiert, anschließend über die aufsteigende Alkoholreihe entwässert und in Paraffin eingebettet. Von den ca. 5  $\mu$ m dicken Rückenmarksquerschnitten wurde jeweils eine Übersichtsfärbung mit Hämatoxylin-Eosin durchgeführt, zur besseren Unterscheidung von Bindegewebe und Zellfortsätzen im Septum dorsale eine institutseigene Trichromfärbung und zur Darstellung von Gliafortsätzen im Fluoreszenzmikroskop die Chromhämatoxylin-Phloxinfärbung (CHP) nach GOMORI.

Von neugeborenen Katzen und einer adulten Katze wurden die Rückenmarkssegmente horizontal in Serie geschnitten und mit Hämatoxylin-Eosin, einer Trichromfärbung und der Chromhämatoxylin-Phloxinfärbung gefärbt.

Die mit Chromhämatoxylin-Phloxin gefärbten Präparate wurden im Floemopak Fluoreszenz-Auflichtilluminator von Leitz mit Filterblock I2 betrachtet.

Im Formol-Ammonium-Bromid wurden die Gewebestücke für 11 bis 14 Tage belassen. Es wurden Gefrierschnitte von 15 - 20  $\mu$ m Dicke angefertigt und mit Hilfe der Goldsublimatmethode nach CAJAL imprägniert.

Alle Techniken sind nach den Angaben von ROMEIS (1968) durchgeführt worden.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden an zwei neugeborenen Katzen, einer 7 Tage alten, zwei 14 Tage alten, einer 4 Wochen alten, zwei 8 Wochen alten und einer adulten Katze vorgenommen. Die Perfusion erfolgte wie oben beschrieben. Je nach Alter der Tiere wurde mit 80 bis 200 ml eines Fixierungsgemisches durchspült, das 2 % Paraformaldehyd und 3 % Glutaraldehyd in 0,1 M Na-Cacodylatpuffer enthielt. Der

pH-Wert lag bei 7,3, die Osmolarität betrug 1200 mosmol. Die entnommenen Gewebestücke von ca. 1 bis 2 mm Dicke wurden über Nacht bei 4° C im Fixierungsgemisch belassen, anschließend mit 0,1 M Na-Cacodylatpuffer mit Saccharose gespült und zwei Stunden mit 1%igem  $\text{OsO}_4$  nachfixiert. Nach vorhergehender Spülung mit Maleatpuffer wurden die Gewebestücke mit 5%igem Uranylacetat nach KARNOVSKY blockkontrastiert. Nach Entwässerung über die aufsteigende Alkoholreihe wurde das Material über Nacht bei Zimmertemperatur in einer Propylenoxid-Polarbedmischung von 1 : 1 belassen, anschließend 24 Stunden in der Polarbedgebrauchsmischung und am folgenden Tag bei 60° C 24 Stunden polymerisiert.

Die Anfertigung der Semi- und der Ultradünnschnitte erfolgte mit dem Reichert Ultramikrotom Om U<sub>2</sub>. Geschnitten wurde mit Diamantmessern. Zum Auffangen der Schnitte dienten unbefilmte Kupferringblenden. Ein Teil der Schnitte wurde mit Bleicitrat nach VENABLE nachkontrastiert.

Neben Transversalschnitten wurden vom Rückenmark auch Horizontal- und Sagittalschnitte angefertigt. Die Untersuchung der Ultradünnschnitte erfolgte an Siemens-Elektronenmikroskopen 1A und 101.

Semidünnschnitte, von denen im Falle der Horizontal- und Sagittalschnitte auch Serienschnitte angefertigt wurden, hatten eine Dicke von 1 - 1,5 µm und wurden mit Methylenblau gefärbt.

Zur Darstellung des Glykogens wurden Ultradünnschnitte auf Goldnetze aufgefangen und anschließend nach MAXWELL (1978) kontrastiert. Dazu wurden die Schnitte 30 min. in 1%ige Perjodsäurelösung gelegt, anschließend mit Aqua dest. gespült, dann 5 min. in 1%ige Thiocarbonyldiazidylösung, 1 min. in 5%ige und 1 min. in 1%ige Essigsäure gelegt, in Aqua dest. gespült, danach im Dunkeln bei Rotlicht 15 min. in 1%iger Silberproteinatlösung belassen, abschließend in Aqua dest. gespült.

Zur Kontrolle wurde jeweils ein Präparat 5 Stunden bei 37° C mit Diastase behandelt (GEYER, 1977).

Vor Gebrauch wurden alle Lösungen durch Millipore-Filter  $0,22 \mu\text{m}$  filtriert.

## II. Lichtmikroskopische Befunde

Für die Beschreibung der Befunde wird im lichtmikroskopischen Teil eine Gliederung nach Altersstufen vorgenommen.

### 1. Neugeborene und eine Woche alte Katzen

#### a) Ependym

Der Zentralkanal hat im Querschnitt eine dorsoventral ovale Form. Im Hals- und Lendenmark ist der Kanal ventral abgerundet, während er dorsal spitz zuläuft (Abb. 1 u. 2). Im Brustmark ist er sowohl dorsal als auch ventral rund (Abb. 3). Die dorsoventrale Ausdehnung des Zentralkanals reicht von  $60 - 90 \mu\text{m}$  im Thorakalmark über ca.  $100 \mu\text{m}$  im Zervikalmark bis  $130 - 160 \mu\text{m}$  im Lumbalmark.

Die Weite des Zentralkanals ist fixationsabhängig. In mit Glutaraldehyd fixierten Kunststoffschnitten ist das Lumen meist völlig verschwunden, in den mit Bouin fixierten Paraffinschnitten dagegen ist der Zentralkanal spaltförmig geöffnet (Abb. 1 - 4).

Das Ependym ist mehrreihig. Im Bereich stärkerer Krümmungen liegen die Zellen meist dichter und in drei Reihen, sonst sind überwiegend zwei Kernreihen zu beobachten.

Im dorsalen Bereich scheinen die Ependymzellen nicht immer direkt dem Zentralkanal anzuliegen, sondern erstrecken sich auf ein größeres Gebiet, das sich im Zervikal- und Lumbalmark über die gesamte, allerdings schmale Substantia grisea ausdehnen kann (Abb. 4). Gelegentlich sind median nur Zytoplasmaanschnitte zu finden, während die dazugehörigen Zellkerne in einer anderen Schnittebene liegen (Abb. 1).

Die Zellkerne sind je nach Platzangebot länglich, polygonal oder oval und liegen lateral dichter als ventral und dorsal.

Die lumenseitige Oberfläche der Ependymzellen ist mit Zilien besetzt, wobei die lateralen Zellen regelmäßig dichtstehende Zilien aufweisen, während ventral nur in dickeren Schnitten Zilienbüschel anzutreffen sind.

Gelegentlich sind in den Zentralkanal ragende kolbenförmige Vorwölbungen zu beobachten, die sich bei stärkerer Vergrößerung als Liquorkontaktneurone erweisen. Sie kommen in der gesamten Circumferens vor.

#### b) Subependymale Schicht

Lateral schließt sich den Ependymzellen eine subependymale Schicht an, die vor allem Kapillaren und Zellen enthält. Die Blutgefäße, die in ihrem Kaliber sehr unterschiedlich sein können, reichen teilweise bis an die Ependymzellen heran. Die Zellen sind unregelmäßig in der subependymalen Schicht verteilt. Mit Goldsublimat imprägnierte Schnitte und CHP-gefärbte Schnitte lassen besonders um die Gefäße herum Astrozyten erkennen. Andere Zellen konnten mit den hier angewandten Methoden nicht näher charakterisiert werden. Fortsätze lassen sich von den lateralen Ependymzellen nur ausnahmsweise in die subependymale Schicht verfolgen, meist dann, wenn sie sich in der Nähe liegenden Gefäßen anlegen. Ventral und dorsal fehlt ein besonderes Subependym. Die basalen Ependymzellfortsätze scheinen hier bis zur Oberfläche des Rückenmarks zu ziehen.

#### c) Septum dorsale

Besonders in den mit Goldsublimat imprägnierten Schnitten wird deutlich, daß beim neugeborenen Tier in allen Segmenten von den dorsalen Ependymzellen Fortsätze ausgehen, die zum 3 - 6  $\mu$ m breiten Septum dorsale ziehen und dieses zu bilden scheinen (Abb. 2), allerdings sind einzelne Zellfortsätze bis zur äußeren Oberfläche des Rückenmarks nicht immer durchgehend zu verfolgen, da besonders in der dorsalen Hälfte des Septums oft Zellen und Gefäße das Bild beherrschen.

Im Thorakalmark werden die Ependymzellfortsätze innerhalb

der grauen Substanz beiderseits von Gliazellen flankiert (Abb. 3). Rückenmarksabschnitte, die während der Präparation einem starken Zug an den Meningen ausgesetzt waren, zeigen häufig die dorsalen Ependymzellen aus dem Verband gelöst und in die Substantia grisea hineingezogen.

Durch die Fluoreszenztechnik ist das Septum dorsale nur unvollständig darzustellen. Einzelne Fortsätze sind nicht zu erkennen, Bündel von Ependymzellen treten hervor.

## 2. Vier Wochen alte Katze

### a) Ependym

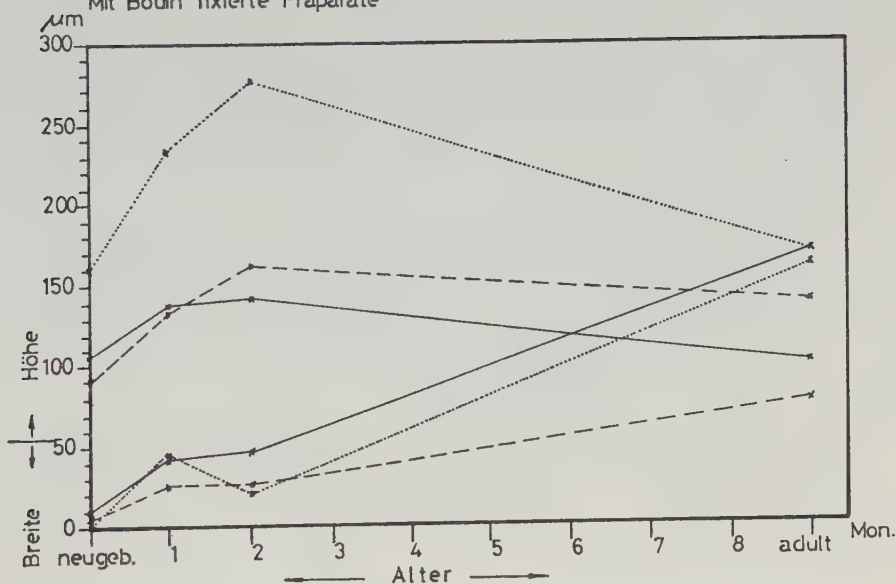
Bei der vier Wochen alten Katze nimmt der Zentralkanal im Hals- und Lendenmark die Form eines länglichen Tropfens an mit nach dorsal gerichteter Spitze. Im Brustmark hat er die Form eines schmalen dorsoventral orientierten Ovals. Das Lumen ist weiter geworden, wobei auffällt, daß im Zervikalmark bei den mit Glutaraldehyd fixierten Präparaten im Vergleich zu denen mit Bouin fixierten die dorsoventrale Ausdehnung zu Gunsten der laterolateralen Ausdehnung verschoben ist, d.h. im Paraffinschnitt beträgt die Höhe des Zentralkanals ca.  $140\text{ }\mu\text{m}$ , die Breite ca.  $40\text{ }\mu\text{m}$ , im Kunststoffschnitt die Höhe ca.  $80\text{ }\mu\text{m}$ , die Breite ca.  $85\text{ }\mu\text{m}$  (siehe Graphik I und II). Bei den übrigen Segmenten sind diese Unterschiede nicht zu finden. Hier bewegen sich die Werte im Thorakalmark um 130 zu  $25\text{ }\mu\text{m}$ , im Lumbalmark um 240 - 260 zu  $40\text{ }\mu\text{m}$  (siehe Graphik I u. II). Die Zellen sind überwiegend zweireihig um das Lumen angeordnet, dorsal gelegentlich auch einreihig, wobei es auch in diesem Stadium noch Zellen mit ependymalem Charakter gibt, die keine Verbindung zum Zentralkanal zu haben scheinen.

Die Zilienverteilung entspricht der der Neugeborenen.

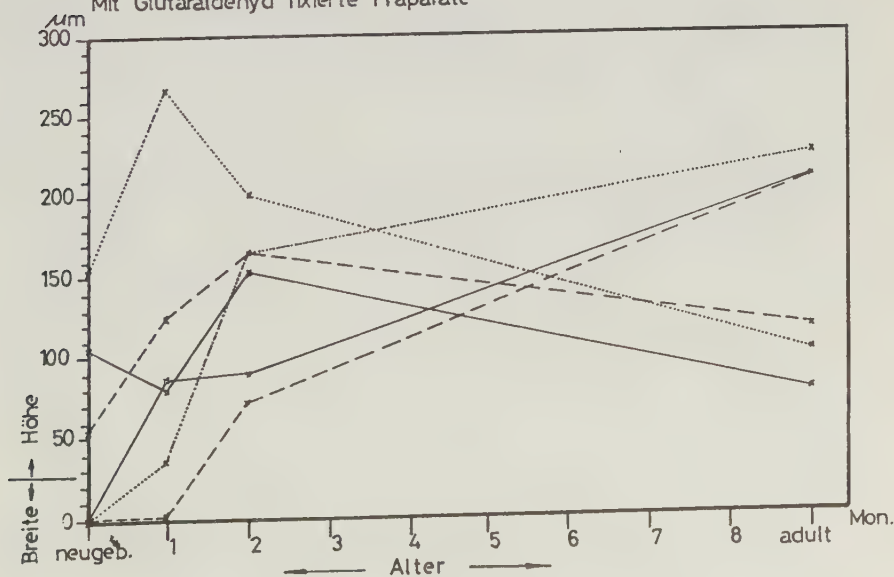
### b) Subependymale Schicht

Die subependymale Schicht hat sich gegenüber dem Neugeborenen-Stadium kaum verändert. Im Zervikal- und Lumbalmark hat die Zahl der filamenthaltigen Gliafortsätze geringfügig zugenommen,

Mit Bouin fixierte Präparate



Mit Glutaraldehyd fixierte Präparate



— Zervikalmark  
 - - - Thorakalmark  
 ..... Lumbalmark

wie aus der stärkeren Fluoreszenz in CHP-Schnitten zu erkennen ist. Gelegentlich lassen sich von den lateralen Ependymzellen basale Zellfortsätze in die subependymale Schicht verfolgen.

### c) Septum dorsale

Das Septum dorsale ist deutlich ausgebildet, besonders im Hals- und Lendenmark. Fortsätze ziehen von den dorsalen Ependymzellen zum Septum. Im Zervikalmark scheinen diese Fortsätze jedoch von weiter dorsal gelegenen Zellen zu stammen, die nicht eindeutig als Ependymzellen zu bestimmen sind.

Der Filamentgehalt der Fortsätze ist unterschiedlich, wie mit der Fluoreszenztechnik an CHP-gefärbten Schnitten nachzuweisen ist. Im Septum des Zervikalmarks gibt es stark fluoreszierende Fortsätze, die am Übergang der weißen zur grauen Substanz jeweils nach lateral umbiegen, einige dieser Fortsätze ziehen auch in Richtung Zentralkanal. Fluoreszierende Fortsätze, die vom Ependym ins Septum ziehen, sind im Thorakal- und Lumbalmark vereinzelt und undeutlich zu erkennen.

## 3. Acht Wochen alte Katze

### a) Ependym

Der Zentralkanal der acht Wochen alten Katze gleicht in der Form dem der vier Wochen alten Katze (Abb. 5). Die dorso-ventrale Ausdehnung beträgt fixierungsunabhängig im Zervikalmark ca. 140 - 150  $\mu\text{m}$ , im Thorakalmark ca. 160  $\mu\text{m}$  und im Lumbalmark ca. 200 - 270  $\mu\text{m}$ . Das Lumen ist dagegen in den mit Glutaraldehyd fixierten Präparaten sehr viel weiter als in den mit BOUIN fixierten (siehe Graphik I u. II S. 19).

Das Ependym ist meist zweireihig, ventral teilweise dreireihig und sehr dicht, dorsal dagegen auch einreihig (Abb. 5). Der Zentralkanal läuft dorsal spitz zu, die Ependymzellen gruppieren sich ungeordnet um den dorsalen Bereich. Auch hier weisen die lateralen Ependymzellen wie bei jüngeren Stadien offenbar einen dichteren Zilienbesatz auf, da in dünneren als 6  $\mu\text{m}$  - Schnitten ventral nur selten Zilien zu sehen sind.

Die Häufigkeit der ins Lumen ragenden Liquorkontaktneurone hat zugenommen (Abb. 5).

#### b) Subependymale Schicht

Die basalen Zytoplasmafortsätze der lateralen Ependymzellen sind in diesem Stadium erstmals sehr gut zu verfolgen, da die subependymale Schicht nun einem strengeren Aufbau unterliegt. Wie Horizontalschnitte des Rückenmarks zeigen, begleitet den Zentralkanal lateral jederseits eine breite Schicht von Gliazellfortsätzen. Im Querschnitt sind diese Fortsätze als fluoreszierende Pünktchen zwischen den senkrecht zu ihnen verlaufenden basalen Ependymzellfortsätzen zu sehen (Abb. 7). Die Anzahl der subependymalen Zellen und Gefäße ist im Vergleich zu der früherer Stadien stark reduziert. Im Thorakalmark ist die subependymale Schicht schmaler ausgebildet als im Zervikal- und Lumbalmark.

#### c) Septum dorsale

Das dorsale Septum ist in allen Segmenten zu erkennen, am deutlichsten im Lumbalmark. Es wird von stark fluoreszierenden Gliazellfortsätzen gebildet, wobei auffällt, daß im Thorakal- und Lumbalmark von den dorsalen Ependymzellen Fortsätze zum Septum zu verfolgen sind, keine jedoch im Zervikalmark. Diese Beobachtung bekräftigen die mit Goldsublimat imprägnierten Schnitte (Abb. 6). Im Zervikalmark scheint der Großteil der ins Septum ziehenden Zellfortsätze von lateral aus der grauen Substanz zu kommen (Abb. 7).

Deutlich sind in allen Segmenten die basalen Fortsätze der ventralen Zellen.

### 4. Adulte Katze

#### a) Ependym

Bei der adulten Katze hat sich der Zentralkanal im Zervikal- und Lumbalmark von der Form eines länglichen zur Form eines breiten Tropfens gewandelt (Abb. 8). Wie schon bei der acht Wochen alten Katze beschrieben, weisen die Werte der dorso-ventralen Ausdehnung kaum fixierungsabhängige Unterschiede auf. Sie betragen im Zervikalmark 75 - 100  $\mu\text{m}$ , im Thorakal-

mark ca. 115 - 140  $\mu\text{m}$  und im Lumbalmark ca. 100 - 160  $\mu\text{m}$ . Dagegen ist in den glutaraldehydfixierten Schnitten die Höhe des Zentralkanals stark zu Gunsten der Breite verschoben (siehe Graphik II S. 19). Abhängig von der Form des Zentralkanals bietet die Anordnung der Ependymzellen ein unterschiedliches Bild. So sind im Halsmark die Zellen überwiegend einreihig angeordnet, nur im lateroventralen Bereich sind sie zweireihig (Abb. 8), im Brust- und Lumbalmark überwiegend zweireihig. Die Ependymzellkerne des Zervikal- und Lumbalmarks sind im dorsalen Bereich, wo die Zellen nicht so dicht gedrängt liegen, mehr rund, während sie lateral und ventral durch die dichte Lagerung eine ovale bis längsovale Form annehmen. Im Thorakalmark herrschen runde Ependymzellkerne vor. Gesäumt werden die Ependymzellen zum Lumen hin von Zilien. Im ventralen Bereich sind nur auf dickeren Schnitten (ca. 10  $\mu\text{m}$ ) Zilien zu beobachten (Abb. 9).

Im Lumen des Zentralkanals sind häufig kolbenförmige Verdickungen zu sehen (Abb. 8). Sie sind sowohl dorsal als auch lateral, vor allem aber ventral anzutreffen.

#### b) Subependymale Schicht

Die subependymale Schicht hat sich im Vergleich zu den vorangegangenen Stadien verbreitert (Abb. 10). Zwischen den Gliazellfortsätzen sind kaum noch Zellen anzutreffen. Die basalen Zytoplasmafortsätze der Ependymzellen sind im lateralen Bereich gut zu verfolgen, während sie ventral durch die kreuzenden Nervenfasern maskiert nur selten deutlich werden. Auch dorsal sind basale Zytoplasmafortsätze zum Septum nur selten sichtbar.

#### c) Septum dorsale

Das dorsale Septum ist in diesem Stadium nicht mehr durchgehend zu verfolgen. Anfangs ist es noch deutlich, zwischen- durch scheint es zu fehlen, um im dorsalen Drittel wieder aufzutauchen (Abb. 9). In der Nähe von Gefäßen verliert es an Dicke. Es wird auch von ins Septum dringenden Nervenfasern

abgelenkt. Rückenmarkslängsschnitte zeigen im fluoreszierenden Septum Unterbrechungen. Es kommt offenbar in der Mitte des Septums zur Auflockerung und Verminderung der Fortsätze, so daß sie nicht mehr deutlich als Septum hervortreten. In der grauen Substanz verlaufen die Zellfortsätze nicht geradlinig. Sie sind außerdem nicht durchgehend zu verfolgen, sondern - besonders um Gefäße herum - gebündelt, sonst stellenweise fehlend.

### III. Elektronenmikroskopische Befunde

Bei den elektronenmikroskopischen Befunden stehen die Gemeinsamkeiten in der Ultrastruktur im Vordergrund, so daß hier eine Gliederung nach morphologischen Gesichtspunkten erfolgt.

Aus den lichtmikroskopischen Befunden ging hervor, daß das Ependym zunächst mehrreihig ist, und die Zellen unterschiedlich dicht gelagert sind. Davon abhängig ist die Form der Ependymzellen. Bei neugeborenen Katzen sind die Zellen des zwei- bis dreireihigen Ependyms schmal (Abb. 11 u. 13). Der Kern liegt basal und verschieden weit vom Lumen entfernt und ist lateral nur von einem schmalen Zytoplasmasaum umgeben. Mit zunehmendem Alter (ab 8. Woche) nehmen die Ependymzellen, vor allem im dorsalen und dorsolateralen Bereich kubische Form an (Abb. 15 u. 16).

Die Ausbildung der Zellorganellen stimmt in allen Segmenten und Altersstufen überein. Die Zellorganellen liegen überwiegend supranukleär (Abb. 14 u. 15). Das betrifft vor allem den Golgikomplex, der nur ausnahmsweise auch lateral vom Zellkern angetroffen wird. Er besteht aus drei bis sieben dicht gepackten Sacculi, deren Lumina unterschiedlich weit sind. In seiner Umgebung liegen zahlreiche Vesikel. Vakuolen sind seltener zu beobachten. Die Größe der Golgikomplexe variiert sehr. Neben kurzen Doppellamellen kommen lange, gestreckte, gebogene oder hufeisenförmige Sacculi vor. Während

in manchen Zellen nur ein Komplex zu beobachten ist, finden sich in anderen drei oder vier verschiedener Größe. Das endoplasmatische Retikulum liegt vor allem in der glatten Form vor. Kurze, z.T. verzweigte Tubuli sind im Zytoplasma verteilt. Granuläres endoplasmatisches Retikulum ist in Ependymzellen im allgemeinen nur spärlich ausgebildet.

Die Ribosomen sind im gesamten Zytoplasma verteilt, zuweilen auf den basalen Zytoplasmabereich konzentriert. Sie treten meist in Form von Polyribosomen auf.

Die Mitochondrien vom Cristatyp sind rund, längsoval bis schlauchförmig, auch sanduhrförmige und gebogene Formen können beobachtet werden. Ihre Cristae sind selten parallel, meist unregelmäßig angeordnet. Die Matrix weist dabei die gleiche Dichte auf wie der Innenraum der Cristae, so daß letztere nicht deutlich hervortreten. Die Mehrzahl der Mitochondrien ist im supranukleären Zytoplasmabereich lokalisiert. Multivesikuläre Körperchen sind nahe der apikalen Oberfläche oder in der Nähe des Golgikomplexes anzutreffen.

Häufig sind auch Lysosomen zu finden. Ihre Größe reicht von der eines Mitochondrienquerschnittes bis zum drei- bis vierfachen davon. Neben sehr dichten, homogen erscheinenden, kommen Lysosomen vor, deren Matrix granulär ist.

Auffallend ist, besonders im dorsalen und ventralen Bereich, der Filamentreichtum der Ependymzellen, der sich mit zunehmendem Alter noch ausgeprägter darstellt. Die Filamente weisen einen Durchmesser von 9 - 10 nm auf und beginnen meist in Höhe des Zellkernes; sie ziehen nach basal oder verlaufen wirbelartig (Abb. 12). Die Filamente setzen sich in die basalen Zellfortsätze fort.

Glykogen konnte mit der hier angewandten Methode in den Ependymzellen keiner Altersstufe festgestellt werden.

Die Form der Zellkerne weist in den untersuchten Altersstufen Unterschiede auf. Bei der neugeborenen Katze ist der Zellkern sehr unregelmäßig gestaltet. Die Kerne können gekerbt, keulenförmig oder langgestreckt sein. Sie sind sel-

tener oval oder rund. Die tiefen, manchmal mehrfachen Einkerbungen finden sich überwiegend apikal (Abb. 14). Mit zunehmendem Alter nimmt die Unregelmäßigkeit der Kerne ab. Die Einkerbungen sind beim acht Wochen alten Tier meist schwächer ausgeprägt und fehlen vielen Kernen. Bei der erwachsenen Katze sind die Kerne rund oder oval, seltener langgestreckt (Abb. 16). Einkerbungen sind nur noch selten anzutreffen. Das Karyoplasma ist überwiegend homogen. Bisweilen sind Chromatinverdichtungen vor allem an der Kernmembran zu beobachten. Der Nukleolus liegt oft in der Kernmitte und stellt sich als geknäueltes Band dar (Abb. 14).

Die apikale Zelloberfläche ist sehr unregelmäßig gestaltet (Abb. 15 u. 16). Bei manchen Zellen gehen Mikrovilli aus einer glatten Oberfläche hervor, bei anderen ist die Oberfläche vorgewölbt oder es sind Zytoplasmazungen ausgebildet, die dicht mit Mikrovilli besetzt sind (Abb. 16). Die schlanken Mikrovilli sind nicht immer gleichmäßig angeordnet, sondern streben in verschiedene Richtungen und sind verschieden lang.

Tangentialschnitte zeigen, daß die Ependymzellen Büschel von Zilien tragen, deren Anzahl zwischen ca. 15 und 40 pro Zelle beträgt (Abb. 18). Die Zilien weisen die charakteristische 9 + 2 -Struktur auf.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen, verlaufen die lateralen Zellgrenzen gerade. Nur im apikalen Bereich kommt es zu Verzahnungen und Einstülpungen fingerförmiger Fortsätze in die benachbarte Zelle. Schmale Zytoplasmafalten schieben sich über das lumenseitige Ende der benachbarten Zelle. Haftstrukturen sind hauptsächlich im apikalen Bereich zu finden. Der am häufigsten anzutreffende Zellkontakt ist die Zonula adhaerens (Abb. 15). Sie besteht aus der Verdichtung gegenüberliegender Zellmembranen, in die rechtwinkelig kurze Tonofibrillen einstrahlen. Der interzelluläre Spalt ist weder erweitert noch verengt. Diese Haftstrukturen treten als längere zusammenhängende oder kurze hintereinander folgende Abschnitte auf. Zum Teil umfassen sie sich verzahnende oder überlappende Zytoplasmateile, so daß sie auch unterhalb des

Lumens parallel dazu aufzufinden sind oder als runde Querschnitte im Zytoplasma auftreten. In Tangentialschnitten erkennt man, daß Zonulae adhaerentes die gesamte Zelle umschließen (Abb. 18).

Besonders dorsal und ventral kommen gelegentlich gap-junctions vor. Sie sind dadurch gekennzeichnet, daß sich der interzelluläre Spalt plötzlich auf 2 - 3 nm verengt und das Plasmalemm in diesem Bereich verdichtet erscheint (Abb. 17). Die gap-junctions verlaufen gestreckt oder halbkreisförmig.

Der basale Zellfortsatz weist neben Mitochondrien, Ribosomen und endoplasmatischem Retikulum vor allem Filamente auf. Basale Fortsätze lassen sich von der achten Woche an in den lateralen Ependymzellen gut verfolgen (Abb. 16). Sie können gestreckt verlaufen, sich nach anfänglicher Verjüngung mit breitem Fuß an ein Gefäß legen. Andere zweigen sich auf und umschließen Dendriten oder Gliafortsätze in der subependymalen Schicht. Es können auch Fortsätze beobachtet werden, die zuerst Seitenäste abgeben und sich dann aufzweigen, so daß die subependymale Schicht ein labyrinthisches Aussehen bekommt. Bei den ventralen und dorsalen Ependymzellen gelingt es nur selten, die von quer verlaufenden Nervenfasern durchflochtenen Fortsätze zu verfolgen. Das gleiche gilt für die lateralen Ependymzellen der bis zu vier Wochen alten Stadien, deren Fortsätze durch die dichte subependymale Schicht von einem geraden Verlauf abgelenkt werden und damit nach kurzer Strecke die Schnittebene verlassen.

Das Lumen des Zentralkanal ist bei bis zu 14 Tage alten Stadien meist schlitzförmig. Die Verengung des Lumens kann so weit gehen, daß sich gegenüberliegende Zellen berühren. Im Lumen eingeschlossen sind Zilien, Mikrovilli und als besonders auffallende Struktur kolbenförmige Verdickungen. Sie erweisen sich als Liquorkontaktneurone, deren Zellkern in der subependymalen Schicht liegt. Das Zytoplasma dieser Nervenzellen fällt zwischen den Ependymzellen durch seine geringere Dichte, seine Neurotubuli und die Mitochondrien, deren Cristae parallel

zueinander angeordnet sind, auf. Der Raum zwischen den Cristae erscheint oft etwas geweitet und ist sehr hell. Dadurch sind diese Mitochondrien leicht von denen der Ependymzellen zu unterscheiden. Sie füllen die kolbenförmige Verdickung des Liquorkontaktneurons fast vollständig aus. Daneben finden sich zahlreiche Vesikel, glattes endoplasmatisches Retikulum, multivesikuläre Körperchen und Lysosomen. Der in den Zentralkanal ragende Kolben des Neurons ist mit Mikrovilli und unregelmäßigen Zytoplasmaausstülpungen besetzt. Mit den Nachbarzellen bildet das Liquorkontaktneuron nahe des Lumens Zonulae adhaerentes (Abb. 19).

Bei der erwachsenen Katze sind im Lumen rundliche oder längliche Gebilde zu finden, die auf Grund ihres Aussehens als supraependymale Nervenfasern einzustufen sind. Ihr Durchmesser ist sehr viel kleiner als der der Liquorkontaktneurone, ihre Oberfläche glatt. Sie enthalten fast ausschließlich Tubuli und Mitochondrien. Die Mitochondrien unterscheiden sich von denen der Ependymzellen durch ihre parallel angeordneten Cristae, deren Innenraum deutlich hervortritt (Abb. 20).

Die Ependymzellen sitzen direkt den Zellen und Zellfortsätzen der subependymalen Schicht auf. Bei der neugeborenen Katze unterscheidet sich diese noch erheblich von der der erwachsenen Katze. Zellen und Gefäße liegen den Ependymzellen dicht an und sind zahlreich. Es fehlen weitgehend die Querschnitte der Gliazellfortsätze, die bei der erwachsenen Katze das Bild bestimmen. Im ganzen erscheint die subependymale Schicht dichter und labyrinthartiger, so daß kaum basale Ependymzellfortsätze in die subependymale Schicht zu verfolgen sind (Abb. 11). Für die zahlreichen längsverlaufenden Fortsätze ist eine Verbindung mit den dazugehörigen Zellen nicht zu erkennen.

Bei bis zu 14 Tage alten Katzen fallen in der subependymalen Schicht vor allem Axone auf, die als kleine, in Gruppen zusammengelagerte Querschnitte auftreten; auch Dendriten und markscheidenhaltige Axone sind zu finden. Seltener sieht man größere, unregelmäßige Fortsatzquerschnitte, die Mitochondrien

und spärliche Filamente enthalten und Gliazellfortsätze darstellen.

In der subependymalen Schicht kommen Nerven- und Gliazellen vor. Am häufigsten sind solche Zellen, die sich von den Ependymzellen nur durch ihre auffallend großen Mitochondrien unterscheiden und den Astrozyten zuzurechnen sind (Abb. 11). Sie zeichnen sich durch einen oft länglichen, manchmal eingekebbten Zellkern aus, dessen Karyoplasma homogen ist. Das helle Zytoplasma, das sich kaum von der Umgebung abhebt, enthält endoplasmatisches Retikulum, spärlich Ribosomen, einen Golgikomplex, Vesikel und Filamente, teilweise auch Lysosomen. Die Mitochondrien besitzen eine dichte Matrix. Die Cristae sind sehr kurz.

Gelegentlich findet man unter dem Ependym Zellen, die den Mikrogliazellen zuzuordnen sind. Der langgestreckte Zellkern weist dichte, randständige Chromatinschollen auf und ist von einem schmalen Zytoplasmasaum umgeben. Das Zytoplasma enthält wenige Mitochondrien, spärliches endoplasmatisches Retikulum und freie Ribosomen.

In den juvenilen Stadien kommen unter dem Ependym neben den Neurogliazellen auch Nervenzellen vor (Abb. 11).

Bei der vier Wochen alten Katze sind einzelne basale Ependymzellfortsätze in die subependymale Schicht, deren Zellgehalt abgenommen hat, zu verfolgen. Quergetroffene, parallel zum Zentralkanal verlaufende Gliazellfortsätze treten vermehrt auf. Es werden außerdem Gefäßkontakte von Ependymzellfortsätzen beobachtet.

Die subependymale Schicht der acht Wochen alten Katze weist hauptsächlich Astrozyten auf. Die basalen Ependymzellfortsätze sind eine Strecke weit zu verfolgen. Dazwischen liegen fast ausschließlich quergetroffene Astrozytenfortsätze. Bisweilen kann man kleinere Blutgefäße beobachten, die von einem perivaskulären Bindegewebsraum umgeben sind und an die im Bogen offenbar Ependymzellfortsätze ziehen.

Bei der erwachsenen Katze hat sich die Zellzahl und die Anzahl der Gefäße weiter reduziert. Zwischen den basalen Ependymzellfortsätzen bestimmen Astrozytenquerschnitte das Bild (Abb. 16).

Auffällig ist in den Gliafortsätzen wiederum das Auftreten großer Mitochondrien mit homogener Matrix und kurzen Cristae.

Das Septum dorsale besteht aus senkrecht zur dorsalen Oberfläche ziehenden Zellfortsätzen, die eine Breite von ca. 0,5 - 0,7  $\mu$ m aufweisen. Die Fortsätze ziehen zur Membrana limitans gliae superficialis (Abb. 21).

Bei älteren Tieren ist das Septum dorsale gelegentlich von sich einschiebenden makrhaltigen Nervenfasern unterbrochen. Die im Septum dorsale liegenden Fortsätze enthalten dichtgedrängte Filamente und in Abständen schlauchförmige, in der Längsachse orientierte Mitochondrien vom Cristatyp (Abb. 22). Dort, wo die Filamente nicht so dicht gedrängt liegen, beobachtet man in den Fortsätzen gelegentlich auch Vesikel, glattes und rauhes endoplasmatisches Retikulum. Im Septum dorsale und an seinem Rand befinden sich hauptsächlich Astrozyten, daneben auch Oligodendrozyten und Gefäße (Abb. 21 u. 22). Die Oligodendrozyten zeichnen sich durch einen runden, ovalen, meist gleichmäßigen Kern aus. Er liegt exzentrisch im Zytoplasma. Sein Karyoplasma ist heterogen und besitzt vor allem an der Kernmembran Chromatinverdichtungen. Das Zytoplasma ist sehr dicht und enthält zahlreiche Zellorganellen: Mitochondrien vom Cristatyp, meist rund bis länglich oval, deutliches Ergastoplasma, das in kleinen Päckchen parallel geschichtet liegt; weiterhin einen Golgikomplex, Vesikel und zahlreiche Ribosomen (Abb. 23).

Die Astrozyten besitzen einen hellen, länglich ovalen oder unregelmäßig gestalteten Zellkern, dessen Karyoplasma meist homogen ist. Das Zytoplasma hat eine so geringe Dichte, daß es sich nur schwer gegen die Umgebung abgrenzen läßt. Es scheint in den meisten Schnitten den Kern nur als schmalen Saum zu umgeben. Zeigt ein Schnitt mehr Zytoplasma, so kann man einen Golgikomplex beobachten, spärliches endoplasmatisches Retikulum, Lysosomen, Vesikel und einige Mitochondrien vom Cristatyp. Das Auffälligste sind die Filamente, in Bündeln angeordnet, die sich in die manchmal mit angeschnittenen Zellfortsätze erstrecken. Auf Horizontalschnitten vom Septum

dorsale konnte in diesen Fortsätzen Glykogen dargestellt werden. Dabei zeigt sich, daß hauptsächlich in der Nähe von Gefäßen glykogenhaltige Fortsätze zu finden sind.

Die Gefäße, die im Septum dorsale liegen, weisen unterschiedliche Größe auf; die größeren sind von einem perivaskulären Bindegewebsraum umgeben.

Die Frage, ob Zellfortsätze von den dorsalen Ependymzellen zum Septum dorsale ziehen, läßt sich nicht für alle Segmente und Altersstufen eindeutig beantworten. Deutlich wird es gelegentlich im Thorakal- und Lumbalmark. Meist ist jedoch die Zuordnung einzelner Fortsätze zu bestimmten Zellen nicht möglich, da querverlaufende Nervenfasern die Fortsätze in ihrer geraden Bahn ablenken und so in einem Schnitt immer nur Teilstücke eines Fortsatzes zu sehen sind (Abb. 13).

Auch auf Grund ihrer Struktur lassen sich die im Septum und an der piaseitigen Rückenmarksoberfläche anzutreffenden Fortsätze nicht eindeutig als Ependymzellfortsätze identifizieren. Bei den juvenilen Tieren erscheinen sie aufgelockert. Filamente und Tubuli sind noch nicht wie bei den älteren Stadien (ab 8. Woche) dicht gebündelt, sondern die noch spärlichen Filamente liegen zwischen endoplasmatischem Retikulum, Vesikeln und Mitochondrien, ebenso die Mikrotubuli, deren Anzahl von Fortsatz zu Fortsatz stark variiert (Abb. 23). Mit zunehmendem Alter verdichten sich die Filamente. Schon bei der vier Wochen alten Katze liegen Filamente und Mikrotubuli räumlich getrennt, z.T. noch von glattem endoplasmatischem Retikulum und Mitochondrien flankiert. Bei der erwachsenen Katze treten dichte Filamentbüschel auf, die fast den gesamten Querschnitt ausfüllen, wobei die Mikrotubuli an den Rand gedrängt werden (Abb. 24). Während die Anzahl der Mitochondrien gleich zu bleiben scheint, ist endoplasmatisches Retikulum in den Fortsätzen nur noch selten zu beobachten.

Zwischen den Fortsätzen können gap-junctions ausgebildet sein (Abb. 24).

Im Septum dorsale findet man gelegentlich auch Querschnitte von Dendriten, Synapsen und markscheidenhaltigen Axonen.

## D. Diskussion

### Form des Zentralkanals und Anordnung der Ependymzellen

Während der postnatalen Entwicklung wandelt sich der Zentralkanal im Rückenmark der Katze von einem Längsoval zu einem Queroval, verbunden damit ist eine besonders auffällige Veränderung der Lage der dorsalen Ependymzellen und die Ausdifferenzierung der im lateralen Bereich liegenden subependymalen Gliasschicht.

Die Veränderung der Form des Zentralkanals sollen die Graphiken I und II (siehe Seite 19) veranschaulichen. Da die Messungen nur an einer geringen Zahl von Untersuchungsmaterial vorgenommen wurden, können sie lediglich eine Entwicklung wiedergeben. Deutlich wird, daß die Breite des Zentralkanals sowohl in mit Bouin fixierten als auch in mit Glutaraldehyd fixierten Präparaten zunimmt, während seine Höhe abnimmt. Unterschiede gibt es insofern, als die mit Glutaraldehyd fixierten Präparate ein deutlicheres Auseinanderklaffen von Höhe und Breite zeigen. Aus dem Vergleich der beiden Fixationen wird deutlich, daß Größenangaben zum Zentralkanal also relativ sind. Die Formveränderungen stehen in Beziehung zu den Veränderungen, denen auch das Rückenmark in der postnatalen Entwicklung noch unterworfen ist. Deutlich wird dies besonders im Zervikalmark, wo die Größe der Substantia grisea relativ zugunsten der Substantia alba abnimmt und durch die größere Platzbeanspruchung der weißen Substanz auch der Zentralkanal in seiner Höhenausdehnung eingeengt wird, während im Thorakalmark der Zentralkanal auch bei der erwachsenen Katze in der grauen Substanz keine Einengung erfährt und dadurch eine rundere Form beibehält.

Die Ependymzellen liegen, im Gegensatz zu der in der Literatur häufig zu findenden Behauptung, keineswegs nur einschichtig um den Zentralkanal. Wenn auch gelegentlich beim erwachsenen Tier ein einschichtiges Ependym zu finden ist, überwiegt doch auch hier die Mehrreihigkeit. Die Weite des Zentralkanalumens

ist nicht nur vom Fixierungsmittel (s. o.), sondern auch von der Fixierungstechnik abhängig. Die nicht perfundierten Proben weisen durchweg ein weiteres Lumen auf als die perfundierten. Das weitere Lumen zieht ein Abflachen der Ependymzellschicht bis zur Einschichtigkeit nach sich. Diese Befunde erklären, warum oft von einem einschichtigen Ependym gesprochen wird. BOOZ et al. (1979) fanden in ihrer Untersuchung über morphologische Veränderungen am Zentralkanal der Katze nach Kaolin-Injektion beim gesunden Kontrolltier im lateralen Bereich Mehrreihigkeit vor. Nach Erweiterung des Zentralkanals erfolgte eine Abflachung der Ependymzellschicht und es traten Mitosen auf, was darauf hindeutet, daß der Zentralkanal auch beim erwachsenen Tier in der Lage ist, sich Veränderungen in einem gewissen Umfang anzupassen.

Während die Ependymzellen lateral und ventral des Zentralkanals ihre Mehrreihigkeit bis in die Adoleszenz beibehalten, erfahren die dorsalen Ependymzellen eine starke Veränderung. Ihre keilförmige Anordnung weicht einer Einschichtigkeit, un die Zellen selbst, die beim Neugeborenen noch langgestreckt sind, werden kubisch.

Aus der vorliegenden Untersuchung ergibt sich kein Hinweis darauf, daß die beim Menschen festgestellte Obliteration des Zentralkanals auch bei der Katze vorkommt.

#### Septum dorsale

SPATZ (1918) hatte beim neugeborenen Kaninchen den Eindruck, daß die dorsalen Ependymzellen dachziegelartig ineinander verschoben sind und - im Gegensatz zu den gegen die subependymale Schicht scharf abgegrenzten lateralen Zellen - in die benachbarten Gliaelemente überzugehen scheinen. Zu erklären ist diese nach dorsal gerichtete Anordnung der dorsalen Ependymzellen durch die bei der Katze um den 28. bis 29. Tag der Embryonalentwicklung einsetzende teilweise Obliteration des ursprünglichen Zentralkanals, aus dem um den 35. Tag der endgültige Zentralkanal entsteht (eigene Untersuchungen, unveröffentlicht). Die in diesem Embryonalstadium noch mit bis zur Oberfläche

reichenden Fortsätzen ausgestatteten Zellen erfahren während der Obliteration eine Ausrichtung nach der Medianen und tragen vermutlich durch Verlängerung der basalen Fortsätze eines Teils der Zellen, sowie durch Differenzierung und Auswanderung eines anderen Teils zur Bildung des späteren Septums bei. Das Septum dorsale zieht beim Neugeborenen deutlich sichtbar zwischen den Fasciculi graciles zur Rückenmarksoberfläche. Mit Goldsublimat imprägnierte Schnitte vermitteln den Eindruck, daß die das Septum bildenden Fortsätze von den dorsal am Zentralkanal gelegenen Ependymzellen ausgehen. Da es mir aber unmöglich war, mit den hier angewandten Methoden einzelne Fortsätze über eine weitere Strecke zu verfolgen, kann keine Aussage darüber gemacht werden, ob Fortsätze von am Zentralkanal liegenden Zellen bis zur Rückenmarksoberfläche reichen. Bei embryonalen und fetalen Stadien ist dies anzunehmen, je größer jedoch die Entfernung zwischen Zentralkanal und Oberfläche wird, um so unwahrscheinlicher ist es.

RAKIC (1972) fand am Endhirn von Affenfeten Ependymzellen, die basale Fortsätze über eine Strecke von maximal 3500  $\mu$ m aus-sandten. Es findet jedoch im Laufe der Differenzierung eine Rückbildung dieser Fortsätze statt (AGDUHR, 1932; TAKEICHI, 1966), und die Aufgaben der Ependymzellfortsätze werden zu einem späteren Zeitpunkt von den Astrozyten übernommen (CAJAL, 1952; OKSCHE, 1958; SARNAT et al., 1975).

Die elektronenmikroskopischen Befunde deuten darauf hin, daß Astrozytenfortsätze zumindest an der Septumbildung beteiligt sind, wenn sie nicht sogar beim erwachsenen Tier den Hauptanteil bilden.

Da im Septum regelmäßig verschiedene Gliazellen gefunden werden, können die Zellfortsätze nicht eindeutig den Ependymzellen zugesprochen werden. Leider bringt auch die von FLEISCHHAUER (1960) angewandte Fluoreszenztechnik keine eindeutigen Hinweise, da sie nur etwas über den Filamentereichtum der Zellfortsätze aussagt, und dieser wird sowohl in den Ependymzellen als auch in den Astrozyten während der postnatalen Entwicklung größer.

STURROCK (1981), der das Septum dorsale der Maus untersuchte, äußert Vermutungen darüber, daß auch bei der erwachsenen Maus Ependymzellfortsätze an der Septumbildung beteiligt sind. Er schließt aus dem großen Filamentereichtum der Zellfortsätze des Septums, daß es sich nicht um Astrozytenfortsätze handeln kann.

Die vorliegende Untersuchung über die Katze ergibt keinen Anhaltspunkt für diese generelle Unterscheidung, da dichte Filamentbündel auch in Astrozytenfortsätzen der subependymalen Schicht zu finden sind.

Nach einer Untersuchung von ROESSMANN et al. (1980) kann in reifen menschlichen Ependymzellen im Gegensatz zu fetalen kein astrozytenspezifisches 'glial fibrillary acidic protein' (GFAP) nachgewiesen werden. Weiterführende Untersuchungen müßten ergeben, ob diese Ergebnisse auf die Katze übertragbar sind, und der Nachweis, bzw. die Verteilung von GFAP im Septum dorsale zur Beantwortung der Frage beitragen kann, ob das Septum dorsale von Ependymzell- oder Astrozytenfortsätzen oder von beiden gebildet wird.

SEITZ et al. (1980, 1981) fanden mit Hilfe der Immunfluoreszenz Unterschiede in der Virusempfänglichkeit zwischen Astrozyten und Ependymzellen und beobachteten bei 4 - 6 Wochen alten Mäusen Ependymzellfortsätze im Septum. Auch bei juvenilen Katzen können im Gegensatz zu adulten noch Zellfortsätze von dorsalen Ependymzellen ins Septum verfolgt werden.

Beim Vergleich verschiedener Tierarten miteinander ist zu berücksichtigen, daß altersgleiche Tierarten sich in sehr verschiedenen Entwicklungsstufen befinden können. Da aber Mäuse Spätentwickler sind, ist anzunehmen, daß die oben genannten Mäuse sich mit 14 Tage bis 4 Wochen alten Katzen vergleichen lassen.

Die Beobachtung, daß im Laufe der postnatalen Entwicklung Breite und Deutlichkeit des Septums abnehmen und bei der erwachsenen Katze stellenweise das Septum zu fehlen scheint, weist darauf hin, daß das Septum dorsale einem Rückbildungsprozeß unterworfen ist.

## Form der Ependymzelle

Beim Neugeborenen überwiegt rund um den Zentralkanal die Form der langgestreckten Ependymzelle. Im Laufe der Entwicklung jedoch bleibt diese Form auf die lateralen Zellen beschränkt, während die Zellen im dorsalen Bereich kubisch werden und im ventralen Bereich teils kubisch, teils langgestreckt sind. Untersuchungen des Ependyms und der Glia im Selachiergehirn ließen HORSTMANN (1954) den Begriff des Tanyzyten prägen. Er versteht darunter alle gestrecktfaserigen Gliazellen, gleichgültig, ob ihr Zellkern im Ependym (ependymaler Tanyzyt) oder in der nervösen Substanz liegt (extraependymaler Tanyzyt). Neben dem Tanyzyten beschreibt HORSTMANN einen langausgezogenen Zelltyp im Ependym, dessen Ausläufer sich ebenfalls mit Goldsublimat imprägnieren lassen und sich unmittelbar unter dem Ependym reich verzweigen. Er bezeichnet ihn als Astrozyten-glia.

TENNYSON und PAPPAS (1962) und TAKEICHI (1966) beziehen sich in ihren Untersuchungen auf die Definition von HORSTMANN (1954), wobei sie allerdings drei Zelltypen unterscheiden:

1. eine einfache hochprismatische Zelle mit ovaler Basis,
2. Tanyzyten mit einem einzigen kräftigen peripheren Fortsatz und
3. den ependymalen Astrozyten mit einem sich verzweigenden peripheren Fortsatz.

Von anderen Autoren wird der Begriff Tanyzyt für alle Ependymzellen gebraucht, die einen langen basalen Fortsatz besitzen. LEONHARDT (1980) hat versucht, anstelle der rein morphologischen eine funktionelle Unterscheidung der Ependymzellen zu treffen, und teilt sie in zilienarme und zilienreiche Zellen ein. Er bezeichnet als Tanyzyten nur ausdifferenzierte, langgestreckte, zilienarme Ependymzellen.

Ich schließe mich der Definition LEONHARDTS an. Demzufolge gehört der größte Teil der den Zentralkanal umschließenden Zellen zu den Ependymzellen, die funktionell zum Lumen ausgerichtet sind. Das bedeutet, daß sich ihre Oberfläche durch Zilien- und Mikrovillireichtum auszeichnet und der wesentliche

Teil der Zellorganellen supranukleär gelegen ist.

Im ventralen Bereich beobachtet LEONHARDT beim Kaninchen Tanyzyten. Eine geringere Ziliendichte im ventralen Bereich spricht zwar dafür, daß es auch bei der erwachsenen Katze dort Tanyzyten gibt. Es wurden allerdings keine Zonulae occludentes beobachtet, wie sie bei Tanyzyten regelmäßig zu finden sind. Das vermutete Vorkommen ähnlicher Zellen im dorsalen Bereich konnte nicht bestätigt werden.

In den Hirnventrikeln kommen Tanyzyten in bestimmten Regionen vor. Eine besondere Funktion dieser Zellen ist am Boden des III. Ventrikels erkannt worden, wo die Tanyzyten für Transportaufgaben sowohl aus perivaskulären Räumen als auch aus dem Liquor in Frage kommen und u. a. eine wichtige Rolle im Hypothalamus - Hypophysensystem spielen. Bei neugeborenen bis 12 Tage alten Mäusen haben HAJOS et al. (1982) die Aufnahme von Meerrettichperoxidase durch radiale Glia von der pialen Oberfläche beschrieben. Das betrifft sowohl die Großhirnrinde und subependymale Gliazellen der Seitenventrikel als auch die BERGMANN - Glia im Kleinhirn. Das wirft ein Licht auf die Funktion der fetalen Ependymzellen, die zunächst (bei dünnen Ventrikelwänden) allgemein Kontakt zur äußeren Oberfläche haben. Da LEONHARDT (1980) für die Definition der Tanyzyten den funktionellen Gesichtspunkt heranzieht, werden auch die von HAJOS et al. (1982) gemachten Beobachtungen mit erfaßt. Das Kriterium der Ausreifung spielt insofern eine Rolle als Tanyzyten bei adulten Individuen vorkommen. Sie haben sich jedoch Fähigkeiten früherer Entwicklungsstadien bewahrt. Es werden auch die Ependymzellen am Zentralkanal, die einen langen, eventuell bis zur äußeren Oberfläche reichenden Fortsatz besitzen, den Tanyzyten zugerechnet. Bei den neugeborenen Katzen zeigen die dorsalen Ependymzellen in ihrer langgestreckten Form mit ihren basalen Fortsätzen und der geringen Ziliendichte Merkmale von Tanyzyten. Da LEONHARDT unter diesem Begriff nur ausdifferenzierte Zellen versteht, sich die dorsalen Ependymzellen im Laufe der postnatalen Entwicklung aber noch zu Zellen ausdifferenzieren scheinen, die keine für Tanyzyten charakteristische Merkmale beinhalten, können sie

auf Grund der vorliegenden Untersuchung nicht als Tanyzyten bezeichnet werden.

Eine weitere Schwierigkeit, die Zellen einzuordnen, macht die Beobachtung, daß die Form der Ependymzellen auch von der Form des Zentralkanals abhängig ist. So zeigen die Ependymzellen des Thorakalmarks auf Grund des runderen Zentralkanalquerschnitts durchweg kubische Form.

#### Ultrastruktur der Ependymzelle

BRIGHTMAN und PALAY (1963) beschrieben erstmals ausführlich die Ultrastruktur der Ependymzelle der lateralen Wände des III. und IV. Ventrikels der Ratte. Diese Untersuchung wurde grundlegend für die Beurteilung von Ependymzellen. Wenn auch diese Untersuchung im Gehirn der Ratte vorgenommen wurde, zeigt die vorliegende Untersuchung, daß es grundlegende Übereinstimmungen gibt.

Als auffallende Struktur im Zytoplasma beschreiben BRIGHTMAN und PALAY perinukleäre Filamente, die parallel zueinander verlaufen, sich zu Bündeln sammeln, gelegentlich auch wirbelartig angelegt sein können und so dicht gepackt sind, daß in diesem Bereich keine Zellorganellen zu finden sind. Diese deutlichen Filamentbündel, die bei der erwachsenen Katze im Rückenmarksependym fast die gesamte Zelle einnehmen können, entstehen erst im Laufe der postnatalen Entwicklung und sind, wie auch BOOZ et al. (1979) schreiben, nicht in allen Zellen zu finden. KLINKERFUSS (1964) fand im Ependym des lateralen Ventrikels der erwachsenen Katze nicht die von BRIGHTMAN und PALAY beschriebenen Filamente, sondern nur gelegentlich kleine Filamentbündel und einzelne Fibrillen im Zytoplasma verteilt. Offenbar deutet die Ausbildung von Filamenten auf eine besondere mechanische Beanspruchung hin und muß daher nicht zwangsläufig in allen Zellen vorkommen. So stellten BOOZ et al. (1979) nach längerem Bestehen einer durch Hydrocephalus bedingten Kanalerweiterung eine erhebliche Zunahme des Filamentgehaltes der Ependymzellen fest.

Im Rückenmarksependym, und von KLINKERFUSS (1964) auch im

lateralen Ventrikel der Katze beobachtet, kommen häufig nahe des Lumens multivesikuläre Körperchen vor. Nach DAVIDOFF und GALABOV (1974) entstehen sie durch Umgrenzung pericytotischer Bläschen oder Golgi-Vesikeln mit einer Membran des glatten endoplasmatischen Retikulums oder der Innenmembran des Golgiapparates. Der Vorgang wird als eine Art Steuerung der Hyperproduktion von Sekret aufgefaßt und die multivesikulären Körperchen als eine Art Zwischenstation während der Entwicklung der Lysosomen. Lysosomen werden ebenfalls häufig in der Ependymzelle gefunden und zwar "dense bodies" unterschiedlicher Größe.

Die in dieser Untersuchung gefundenen Mitochondrien sind meist länglich und befinden sich überwiegend im apikalen Zytoplasmabereich. Dies stimmt mit den Beobachtungen bei anderen Tierarten überein (BRIGHTMAN und PALAY, 1963, bei der Ratte; KLINKERFUSS, 1964, bei der Katze; TENNYSON und PAPPAS, 1962, beim Kaninchen). Daß auch der Golgiapparat und der Großteil des endoplasmatischen Retikulums sich im supranukleären Zellbereich befindet, deutet auf die funktionelle Ausrichtung der Ependymzellen hin. Die von BRIGHTMAN und PALAY (1963) und später auch von LEONHARDT (1980) beschriebenen intramitochondrialen Granula konnten bei der Katze nicht beobachtet werden. BRIGHTMAN und PALAY messen ihnen insofern eine besondere Bedeutung zu, als sie in allen Zellen außer in Nervenzellen vorkommen, und sie die Vermutung hegen, daß sie Bindungsplätze für bivalente Kationen sind (wie Magnesium und Calcium). Während STURROCK (1981) reichlich Glykogen in den Ependymzellen der neugeborenen Maus, wenig bei der erwachsenen fand, und nach den Untersuchungen von SARNAT et al. (1975) auch in den Ependymzellen des Zentralkanals der erwachsenen Katze wenig Glykogen vorhanden ist, konnte mit dem on - grid - Glykogenachweis weder bei neugeborenen noch bei erwachsenen Katzen Glykogen in den Ependymzellen nachgewiesen werden. In den Astrozytenfortsätzen des Septum dorsale ließ sich dagegen Glykogen darstellen. KOIZUMI (1974) wiederum konnte bei adulten Säugetieren in den zilienreichen Ependymzellen des Gehirns kein Glykogen nachweisen. LEONHARDT (1980) sieht in der unter-

schiedlichen Verteilung des Glykogens - glykogenfrei die zili-enreichen Ependymzellen, glykogenhaltig die zilienarmen Epen-dymzellen - einen weiteren Hinweis für den funktionellen Un-terschied dieser Zellen.

Der Zellkern nimmt einen Großteil der Zelle ein und besitzt meist ein homogenes Karyoplasma. Auffällig ist der Nukleolus, der häufig das Aussehen eines Knäuels hat.

Bei den Neugeborenen besitzen die meisten Zellkerne tiefe Ein-kerbungen. Diese Einkerbungen nehmen aber im Laufe der post-natalen Entwicklung allmählich ab. TAKEICHI (1966) fiel auf, daß dies eine Besonderheit der jungen Katze ist. Aber auch bei anderen Jungtieren sind Einkerbungen des Kerns zu finden (STURROCK, 1981, bei der Maus; TENNYSON und PAPPAS, 1962, beim Kaninchen). FLEISCHHAUER (1961) sah in der meist apikal orien-tierten Einkerbung und der Tatsache, daß auch die meisten Zellorganellen apikal liegen, einen Hinweis darauf, daß der Kern in metabolische Prozesse einbezogen ist. TENNYSON und PAPPAS (1962) vermuten jedoch auf Grund ihrer Beobachtung, daß beim Kaninchen tiefe Einkerbungen nur kurz vor bis kurz nach der Geburt zu finden waren, daß die Einkerbungen des Zellkerns eine Anpassung an die Veränderung der Zellform in dieser Zeit sind. Diese Erklärung erscheint insofern einleuchtend, als mit dem größeren Platzangebot beim erwachsenen Tier die Kerne überwiegend eine runde Form annehmen. BOOZ et al. (1979) be-observierten, daß bei starker Abflachung der Ependymzelle (durch Zentralkanalerweiterung) die Kerne auch bei der erwachsenen Katze vermehrt Buchten und Einkerbungen zeigen.

#### Laterale Zellgrenzen der Ependymzellen

Die lateralen Zellgrenzen verlaufen, abgesehen vom lumennahen Bereich, wo Verzahnungen, Überlappungen und fingerförmige Ein-stülpungen vorkommen, überwiegend gestreckt. Auch die Zell-kontakte sind auf den lumennahen Bereich beschränkt. Die Zo-nula adhaerens ist zwischen allen Zellen ausgebildet und lum-igibt, wie Tangentialschnitte zeigen, die Zelle gürtelförmig. Dagegen ist der als gap-junction bezeichnete Zellkontakt

seltener zu finden und tritt hauptsächlich im ventralen Bereich auf. Er wurde zunächst für eine tight-junction gehalten (BRIGHTMAN und PALAY, 1963). Diese Ansicht vertraten auch andere Autoren (TAKEICHI, 1966; BOOZ et al., 1979). BRIGHTMAN und REESE (1969) konnten aber nachweisen, daß sich der normalerweise 10 - 20 nm weite Interzellularspalt im Bereich des Zellkontakts auf 2 - 3 nm verringert, ohne daß es zu einem vollständigen Verschuß kommt. Die Ausbildung von gap-junctions, bzw. tight-junctions in Ependymzellen entscheidet nach BRIGHTMAN et al. (1975) und LEONHARDT und KRISCH (1979) darüber, ob sich die Zellen im Liquormilieu befinden oder im Blutmilieu. Im Rückenmark liegen demnach die Ependymzellen durch die Ausbildung von tight-junctions in den Gefäßendothelien und offenen Kontakten in den Ependymzellen im Liquormilieu.

#### Oberfläche der Ependymzellen

Die Oberfläche der Ependymzellen ist bei Neugeborenen, wie auch beim Erwachsenen sehr unregelmäßig gestaltet. Neben Hervorwölbungen des Zytoplasmas findet man zahlreiche, verschiedenen lange und in alle Richtungen zeigende Mikrovilli und in kraniokaudaler Richtung schlagende Zilien. Bei Betrachtung der Rückenmarksquerschnitte fällt auf, daß in relativ wenigen Zellen Zilien angeschnitten sind, während im Lumen zahlreiche Zilienquerschnitte zu finden sind. Tangentialschnitte zeigen, daß viele Ependymzellen Büschel von Zilien tragen, es dazwischen aber auch Zellen gibt, die nur 1 oder 2 Zilien aufweisen. Da sich bei Tangentialschnitten die Schnittebene nicht immer genau bestimmen läßt, ist diese Methode zu unsicher, um gültige Aussagen über die Zilienverteilung zu machen. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen würden hier sicher weiterführen und auch zur Klärung der Frage beitragen, ob sich ventral am Zentralkanal zilienarme Ependymzellen, d.h. Tanyzyten (LEONHARDT, 1976) befinden. Die Beobachtung, daß in 10 µm dicken Schnitten regelmäßig rundherum Zilien zu finden sind, in Semidünnschnitten nur im lateralen Bereich, legt die Vermutung nahe, daß die Ziliendichte ventral geringer ist.

### Liquorkontaktneurone

Im Gegensatz zu den Befunden bei anderen Tierarten (VIGH und VIGH-TEICHMANN, 1973, bei Ratten, Kaninchen und Meerschweinchen; LEONHARDT, 1976, bei Kaninchen) konnte bei der Katze im Rückenmarkskanal generell keine eindeutige Bevorzugung des ventralen Bereichs für das Auftreten von Liquorkontaktneuronen festgestellt werden. Vielmehr ergab sich der Eindruck eines vermehrten Auftretens im lateralen und dorsalen Bereich beim bis zu 8 Wochen alten Tier, während bei der erwachsenen Katze ventral mehr Liquorkontaktneurone gefunden wurden. Ob dieser durch Semidünnschnitte vermittelte Eindruck die tatsächliche Verteilung wiedergibt, müßte ebenfalls durch rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen bestätigt werden.

VIGH und VIGH-TEICHMANN (1971) vermuten einen Grund für die abweichende Verteilung der Liquorkontaktneurone des Rückenmarks von denen der Wand des IV. Ventrikels (ventrale Anordnung) bei einigen Tierarten darin, daß es beim Zentralkanal zur Obliteration des dorsalen Teils kommt und so nur der ventrale, die Liquorkontaktneurone aufweisende Teil postnatal verbleibt.

LEONHARDT (1980) beobachtete beim Kaninchen in den Liquorkontaktneuronen unterschiedliche Dichte der Mitochondrien und Mikrovilli und versuchte dies damit zu erklären, daß durch die Abwanderung der Mitochondrien eine Volumenabnahme des Liquorkontaktneurons durch Ausbildung von Protrusionen abgefangen wird, während bei erneuter Einwanderung von Mitochondrien die Protrusionen eine Volumenreserve darstellen. Es ist nicht auszuschließen, daß dies auch für die Katze zutrifft, obwohl signifikante Unterschiede bei den Liquorkontaktneuronen in dem untersuchten Material nicht festgestellt wurden. Über die Funktion der Liquorkontaktneurone gibt es bis jetzt nur Vermutungen. VIGH und VIGH-TEICHMANN (1973) sehen in ihnen Rezeptoren u. a. für Strömungsreize, während LEONHARDT (1980) für nicht ausgeschlossen hält, daß die Liquorkontaktneurone in der Lage sind, Elektrolyte aufzunehmen und so auf den Liquor cerebro-

spinalis einen regulierenden Einfluß auszuüben.

### Subependymale Schicht

Die Untersuchung der subependymalen Schicht zeigt, daß diese zur Zeit der Geburt noch keineswegs ausgereift ist, sondern sich von einer zell- und gefäßreichen Schicht, in der die verschiedensten Glia- und Nervenzellfortsätze ungeordnet verlaufen, zu einer Schicht wandelt, die in erster Linie durch parallel zum Zentralkanal verlaufende Gliazellfortsätze gekennzeichnet ist.

FLEISCHHAUER (1960) stellte im Gehirn der Katze fest, daß die Ventrikelwand an vielen Stellen aus drei Schichten aufgebaut ist:

1. aus der Ependymzellschicht,
2. aus einer Lage subependymaler Gliafortsätze,
3. aus einer darunter gelegenen Schicht von Astrozyten.

Die Gliafortsätze der subependymalen Schicht bilden in den Ventrikeln bestimmte Systeme, die sich über weite Strecken verfolgen lassen. So verlaufen die subependymalen Gliafortsätze in manchen Gegenden streng parallel zur Ventrikeloberfläche, in anderen dagegen weit weniger geordnet.

An vielen Stellen ist die subependymale Gliafortsatzschicht eher kräftig, in anderen Regionen dagegen dünn und unscheinbar. Eine ausgeprägte subependymale Schicht von Gliafortsätzen fehlt, wo in der Ventrikelwand große Züge markhaltiger Nervenfasern verlaufen. Allgemein gilt für die Katze, daß das subependymale Glialager über grauer Substanz stark ausgebildet ist, während es über weißer Substanz häufig ganz fehlt.

Diese allgemeinen Regeln scheinen auch für das Rückenmark der Katze Geltung zu haben. So findet man ab der 4. Woche besonders im Zervikal- und Lumbalmark jeweils lateral des Zentralkanal zu diesem parallel verlaufende Gliafortsatzbündel, während sie im Thorakalmark erst etwas später deutlich zu sehen sind. Im Zervikalmark verlaufen ventral vom Zentralkanal ebenfalls Gliafortsätze quer zum Zentralkanal. Dieser Faserzug scheint sich aber zum Brustmark hin allmählich zu verlieren,

bzw. umzuorientieren, so daß er bei der erwachsenen Katze ventral und dorsal zwar schwächer, aber auch ebenfalls parallel zum Zentralkanal zu finden ist.

Versuche über Stoffaustausch zwischen Liquor und Gehirn zeigten, daß der Stoffaustausch in erster Linie von der Tätigkeit des Ependyms und der Glia abhängig ist, d.h., daß eine breite Gliafortsatzschicht den Stoffaustausch fördert (FLEISCHHAUER, 1960).

In der subependymalen Schicht werden besonders beim Neugeborenen noch häufig Zellen gefunden, deren genaue Bezeichnung Schwierigkeiten bereitet. Während FLEISCHHAUER (1966) allgemein von Gliazellen spricht, findet man bei KLINKERFUSS (1964) drei verschiedene Zelltypen: 1. Fibrilläre Astrozyten, 2. ependymale Astrozyten und 3. Oligodendrozyten.

Beim Hund untersuchten BLAKEMORE und JOLLY (1972) die subependymale Schicht und teilten die auftretenden Zellen zunächst in Zellen mit blassem Kern und Zellen mit dunklem Kern ein, wobei zu denen mit blassem Kern astrozytenartige Zellen gehören, Tanyzyten und ektopische Ependymzellen. Die Zellen mit dunklem Kern umfaßten Mikrogliazellen, subependymale Zellen und Oligodendrozyten. Letztere beobachteten BLAKEMORE und JOLLY beim Hund selten. Sie vermuten, daß ein Teil der subependymalen Zellen nach der Teilung degeneriert. Diese degenerierten Zellen wurden gelegentlich auch bei der Katze beobachtet.

Nach Untersuchungen von CAMMERMEYER (1966) sind in der subependymalen Schicht des Kaninchens Mikrogliazellen sehr viel häufiger vertreten als Oligodendrozyten. Am häufigsten sind die undifferenzierten subependymalen Zellen, deren Proliferationsfähigkeit bei Neugeborenen für Wachstumsvorgänge eine Rolle spielen können.

Die vorliegende Untersuchung läßt darauf schließen, daß bei der Katze der Astrozyt die am häufigsten zu findende Zellart in der subependymalen Schicht ist.

## E. Zusammenfassung

Es wird das Ependym im Zentralkanal von neugeborenen, juvenilen und adulten Katzen licht- und elektronenmikroskopisch unter Berücksichtigung des Subependyms und des Septum medianum dorsale untersucht.

Der Zentralkanal wandelt sich im Laufe der postnatalen Entwicklung von einer dorsoventral ovalen Form zur Form eines breiten Tropfens; damit verbunden ist eine Umordnung der dorsalen Ependymzellen, deren bei der Geburt noch strenge Ausrichtung zum dorsalen medianen Septum beim adulten Tier verloren geht. Die Form der dorsalen Ependymzellen verändert sich von der länglichen zur kubischen Form. Die Frage, ob es sich bei den dorsalen Ependymzellen um Tanyzyten handelt, wird diskutiert.

Die Ependymzellen sind überwiegend mehrreihig um den Zentralkanal angeordnet. Ihre Ausstattung mit Zellorganellen entspricht der der zilienreichen Ependymzellen der Hirnventrikel (siehe LEONHARDT, 1980).

Liquorkontaktneurone werden bei allen untersuchten Altersstufen gefunden und kommen in der gesamten Circumferens des Zentralkanals vor. Daneben werden gelegentlich supraependymale Neurone beobachtet.

Das Subependym entwickelt sich von einer zell- und gefäßreichen Schicht in eine Schicht, die aus parallel zum Zentralkanal verlaufenden Gliazellfortsätzen besteht.

Das Septum medianum dorsale ist bei der neugeborenen Katze am deutlichsten ausgeprägt. Es lassen sich Zellfortsätze von dorsalen Ependymzellen zum Septum darstellen. Mit zunehmender Differenzierung nimmt die Breite des Septums ab. Bei der adulten Katze ist es nicht mehr durchgehend zu verfolgen. Es wird die Frage diskutiert, ob bei der erwachsenen Katze Ependymzellfortsätze neben Gliazellfortsätzen an der Septumbildung beteiligt sind.

## Summary

The ependyma of newborn, juvenile and adult cats was studied light- and electron-microscopically with regard to the subependymal layer and the septum medianum dorsale.

The central canal changes from a dorsoventral to a latero-lateral oval shape during the course of postnatal development; connected with this is a re-ordering of the dorsal ependymal cells, whose obvious orientation to the septum medianum dorsale at birth is lost in the adult animal. The shape of the dorsal ependymal cells changes from the cylindrical to the cubic form. The question is discussed, whether the ependymal cells are tanocytes.

The central canal is predominantly lined with a pseudostratified layer of ependymal cells. The equipment of the ependymal cells with cell organelles corresponds to that of the "kinozilienreichen Ependymozyten" of the ventricles of the brain (LEONHARDT, 1980).

Cerebrospinal fluid-contacting neurons were found in all examined life-stages and occur throughout the circumference of the central canal. Occasionally also supraependymal neurons were observed.

The subependymal plate in the newborn cat essentially consisting of various cells and vessels develops to a layer which consists mainly of glial cell processes running parallel to the central canal.

The septum medianum dorsale is most clearly defined in the newborn cat. Cell processes of the dorsal ependymal cells were observed in the direction of the septum. Throughout the development of the animal the width of the septum decreases. In the adult cat it may no longer be continuously traced. The question is discussed whether in the adult cat ependymal cell processes as well as glial cell processes take part in the formation of the septum medianum dorsale.



F.    A b b i l d u n g e n

Abb. 1

Zervikalmark, quer, Katze, neugeboren

Trichromfärbung

Vergrößerung: 84 : 1

Der Zentralkanal (ZK) ist von einer zwei- bis dreireihigen Ependymzellschicht umgeben. Die Zellkerne der dorsalen Ependymzellen (dEp) erscheinen vom Lumen abgerückt. Deutlich ist die zell- und gefäßreiche subependymale Schicht (SEp).



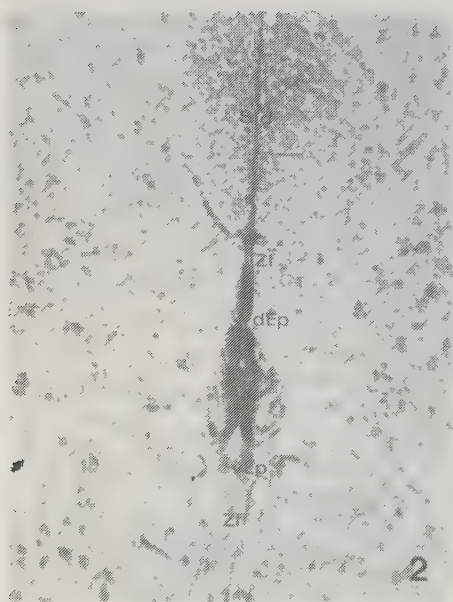


Abb. 2

Lumbalmark, quer, Katze, neugeboren  
Goldsublimat nach CAJAL  
Vergrößerung: 84 : 1

Auf dieser Abbildung treten die Zellfortsätze (Zf) der dorsalen Ependymzellen (dEp) deutlich gebündelt in Erscheinung. Sie ziehen zum Septum dorsale (Sd). Die ventralen Ependymzellen (vEp) haben sich mit ihren Fortsätzen (Zf) schwächer imprägniert.

Abb. 3

Thorakalmark, quer, Katze, neugeboren  
Trichromfärbung  
Vergrößerung: 84 : 1

Der Zentralkanal ist dorsal (d) und ventral (v) abgerundet; Zellfortsätze (Zf) von dorsalen Ependymzellen sind nur schwach zu erkennen.

Abb. 4

Zervikalmark, quer, Katze, neugeboren

Trichromfärbung

Vergrößerung: 84 : 1

Deutlich ist die gruppenförmige Anordnung der dorsalen Ependymzellen (dEp) und das dorsale Septum (Sd).



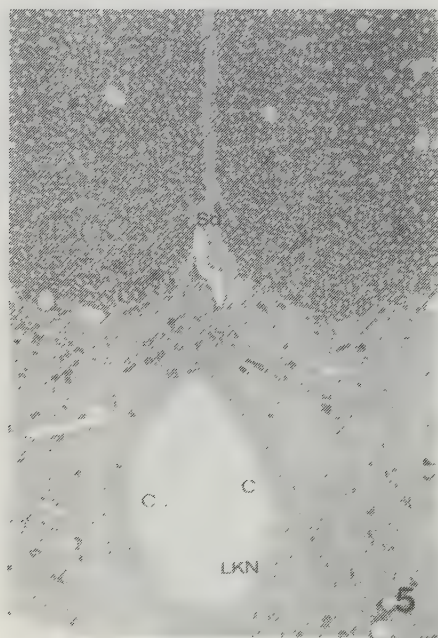


Abb. 5

Zervikalmark, quer, Katze, 8 Wochen

Semidünnschnitt

Vergrößerung: 210 : 1

Zentralkanal mit überwiegend zweireihigem Ependym und Beginn des Septum dorsale (Sd). Im ventralen und lateralen Bereich ragen Liquorkontaktneurone (LKN) ins Lumen, im lateralen Bereich sind Zilienanschnitte (C) zu sehen.

Abb. 6

Thorakalmark, quer, Katze, 8 Wochen

Goldsublimat nach CAJAL

Vergrößerung: 84 : 1

Dargestellt sind Zellfortsätze (Zf), die von den dorsalen Ependymzellen durch die Substantia grisea zum Septum dorsale (Sd) ziehen, wo sie durch die Bündelung deutlicher in Erscheinung treten.

Abb. 7

Zervikalmark, quer, Katze, 8 Wochen  
Chromhämatoxylin-Phloxin nach GOMORI  
Vergrößerung: 245 : 1

Die fluoreszenzmikroskopische Aufnahme zeigt deutlich die stark fluoreszierende subependymale Schicht (SEp) und einzelne fluoreszierende Zellfortsätze (Zf) im Septum dorsale.

Abb. 8

Zervikalmark, quer, Katze, adult  
Semidünnschnitt  
Vergrößerung: 224 : 1

Der Zentralkanal ist von einer ein- bis zweireihigen Ependymzellschicht umgeben. Dorsal ragen drei Liquorkontaktneurone (LKN) ins Lumen. Der Anfang des Septum dorsale (Sd) ist deutlich ausgeprägt.

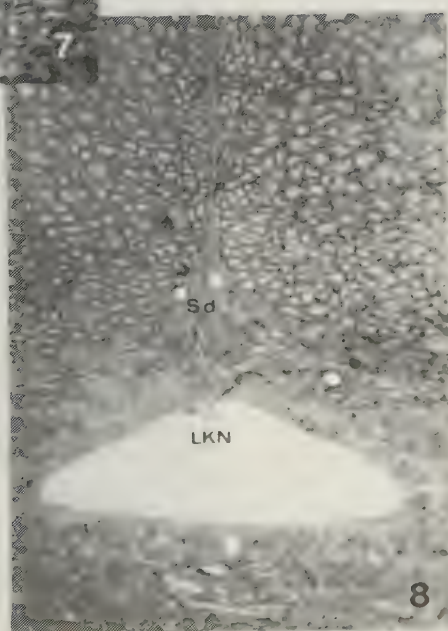
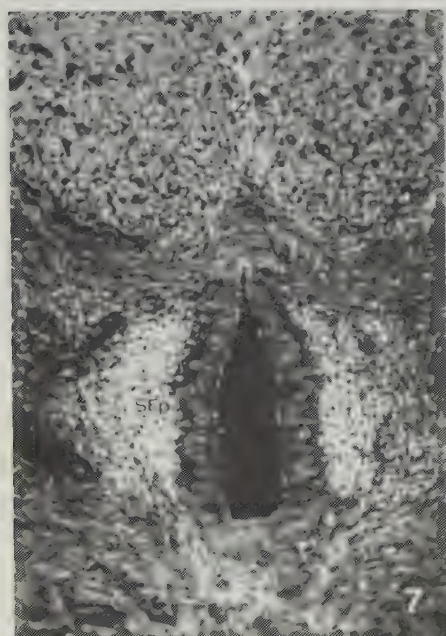




Abb. 9

Thorakalmark, quer, Katze, adult

Trichromfärbung

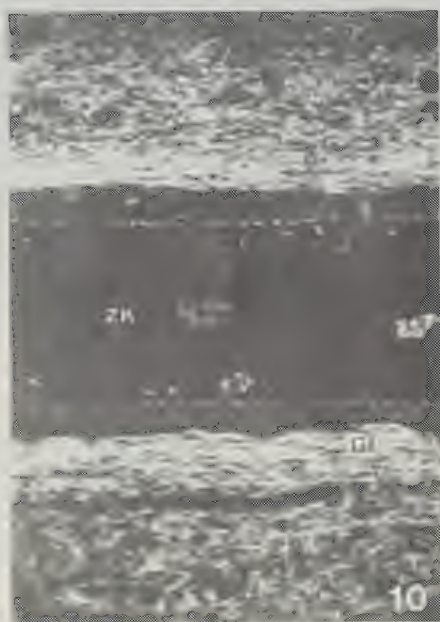
Vergrößerung: 84 : 1

Da es sich bei diesem Präparat um einen ca. 10  $\mu$ m dicken Paraffinschnitt handelt, sind rund um den Zentralkanal Zilien dargestellt. Aus der grauen Substanz sieht man ein Bündel von Zellfortsätzen (Zf) ins dorsale Septum (Sd) ziehen, das in der unteren Hälfte und im oberen Teil gut zu sehen ist, dazwischen zu verschwinden scheint.

Abb. 10

Zervikalmark, horizontal, Katze, adult  
Chromhämatoxylin-Phloxin nach GOMORI  
Vergrößerung: 245 : 1

Die Fluoreszenzaufnahme zeigt die zum Zentralkanal (ZK)  
parallel verlaufenden Gliazellfortsätze (Gf).



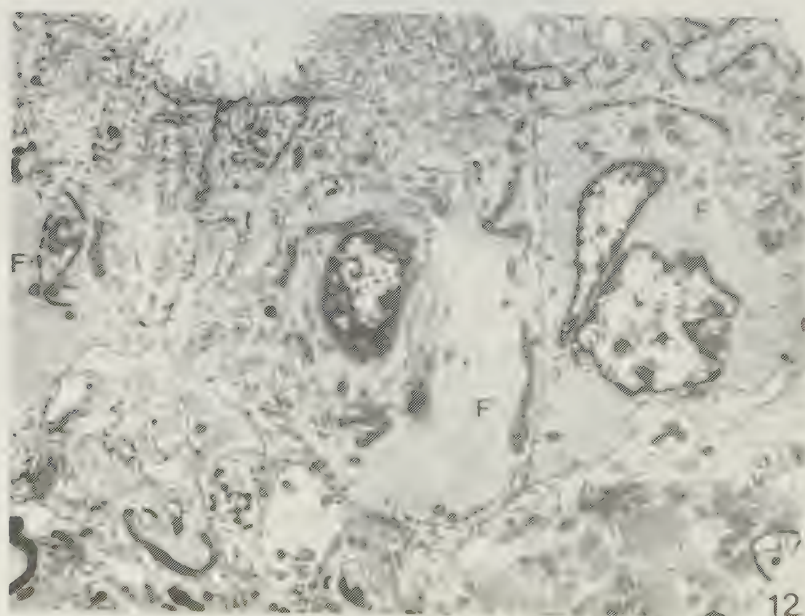
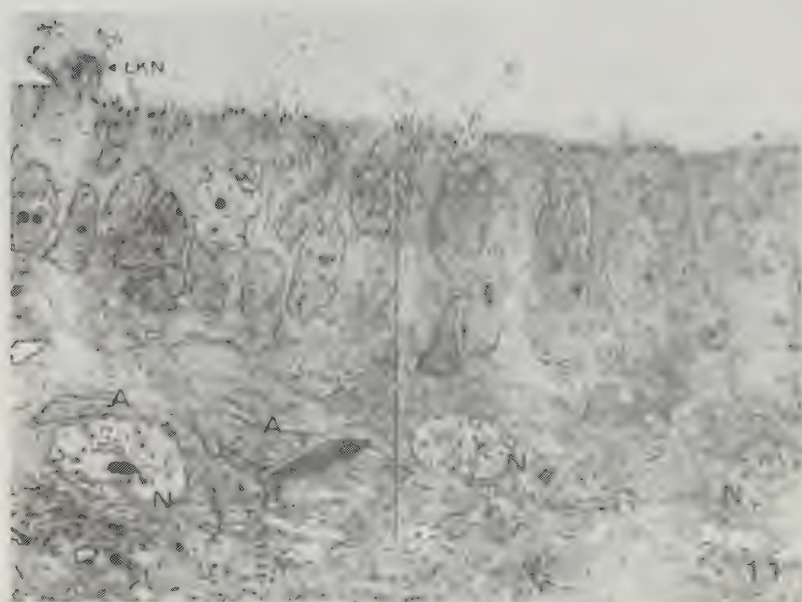


Abb. 11.

Thorakalmark, quer, Katze, 7 Tage

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 210 : 1

Die lateralen Ependymzellen liegen dicht gedrängt. Die Kerne weisen z. T. Einkerbungen auf. Basale Zellfortsätze in die subependymale Schicht, in der Nervenzellen (N) und Astrozyten (A) liegen, sind nicht zu verfolgen. Im Lumen sind Zilienanschnitte (C) und links oben ein Liquorkontaktneuron (LKN) zu finden.

Abb. 12

Thorakalmark, quer, Katze, adult

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Schnittkontrastierung: Bleicitrat nach VENABLE

Vergrößerung: 7 000 : 1

Die Abbildung zeigt Ependymzellen aus dem ventralen Bereich des Zentralkanals. Auffällig ist der hohe perinukleäre Filamentgehalt (F) der Zellen.

Abb. 13

Thorakalmark, quer, Katze, neugeboren

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 980 : 1

Dargestellt ist der dorsale Teil des Zentralkanal, dessen schmales Lumen (L) mit Mikrovilli und Zilien ausgefüllt ist. Von den dorsalen Ependymzellen, die sich teilweise in größerer Entfernung vom Zentralkanal befinden, sieht man Fortsätze (Zf) nach dorsal ziehen.

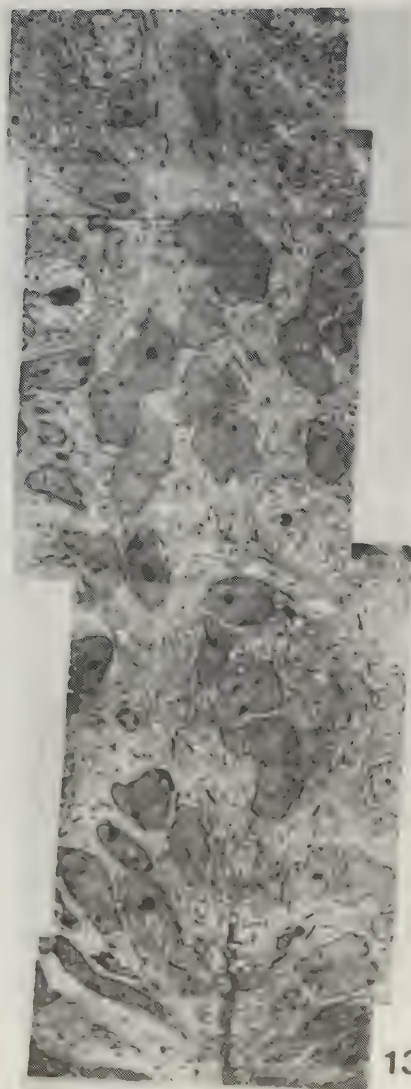
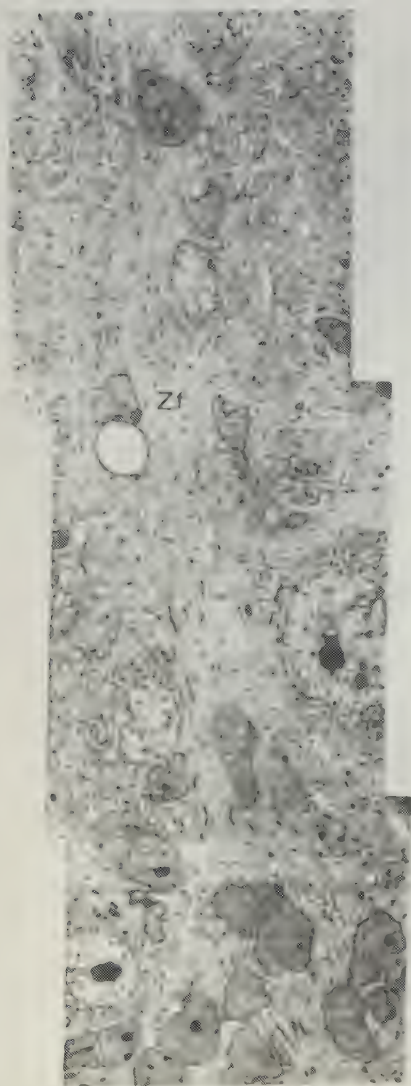




Abb. 14

Zervikalmark, quer, Katze, 7 Tage

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Schnittkontrastierung: Bleicitrat nach VENABLE

Vergrößerung: 6 440 : 1

Die Abbildung zeigt eine Ependymzelle im ventrolateralen Bereich. Der Zellkern (Nu) weist eine tiefe Einkerbung auf. Im apikalen Zytoplasma sind die Zellorganellen konzentriert (u. a. sind ein multivesikuläres Körperchen (mvK) und dense bodies (db) zu beobachten).

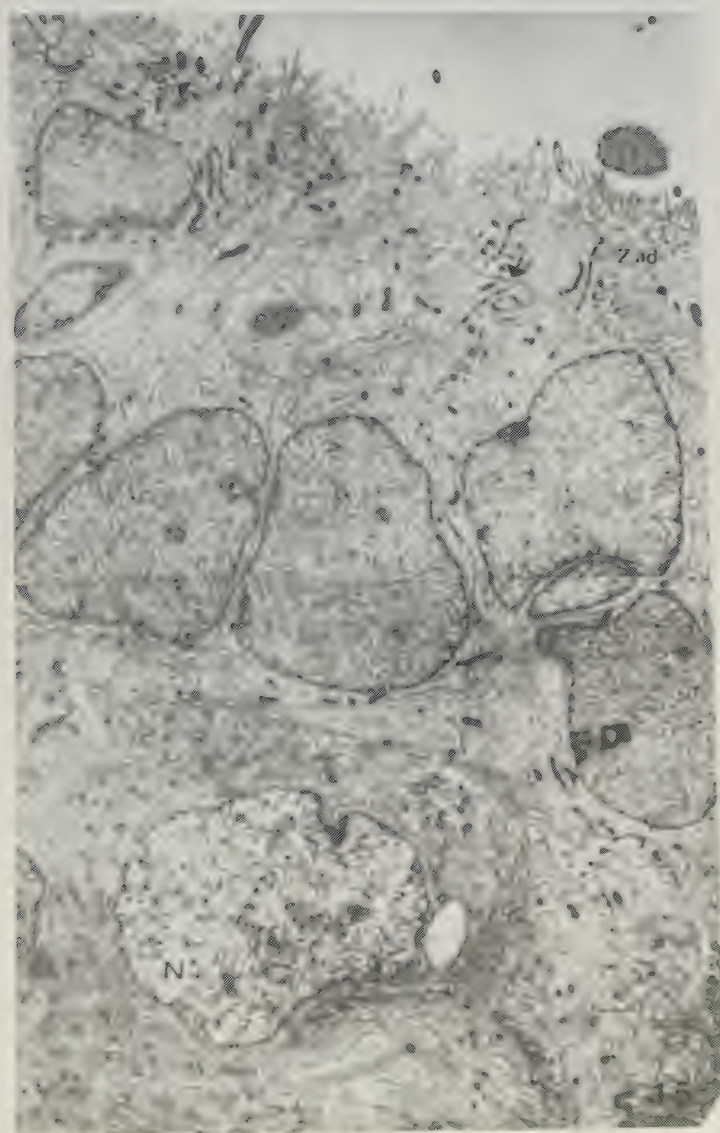
Abb. 15

Thorakalmark, quer, Katze, 8 Wochen

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 5 320 : 1

Ependymzellen im dorsolateralen Bereich. Von der lumenseitigen, unregelmäßig gestalteten Oberfläche der Ependymzellen erheben sich zahlreiche, in verschiedene Richtungen weisende Mikrovilli. Die lateralen Zellgrenzen zeigen Verzahnungen ( $\rightarrow$ ) und im apikalen Bereich Zonulae adhaerentes (Z ad). Unten im Bild liegt eine Nervenzelle (N).



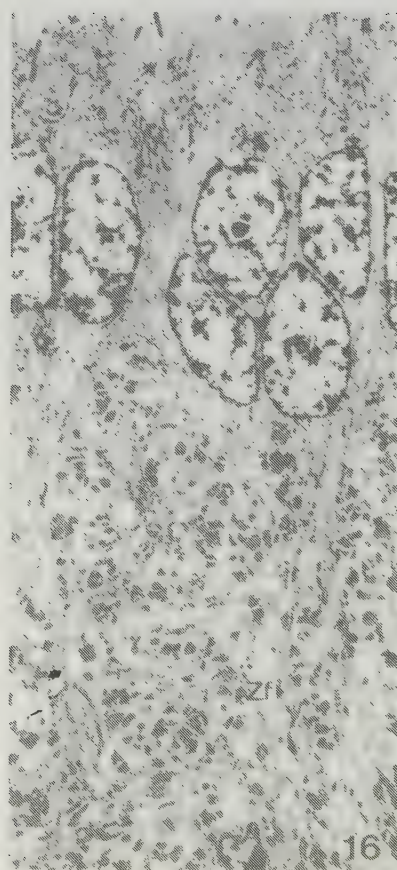


Abb. 16

Lumbalmark, quer, Katze, adult

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Schnittkontrastierung: Bleicitrat nach VENABLE

Vergrößerung: 2 870 : 1

Dargestellt sind Ependymzellen aus dem lateralen Bereich des Zentralkanals. Die basalen Zellfortsätze (Zf) reichen tief in die subependymale Schicht, die hauptsächlich aus quer getroffenen Astrozytenfortsätzen besteht. Aus der unregelmäßig gestalteten apikalen Zelloberfläche wölben sich Zytoplasmazungen (→) hervor, die dicht mit Mikrovilli besetzt sind.

Abb. 17

Thorakalmark, quer, Katze, 7 Tage

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 70 000 : 1

Abgebildet ist eine gap-junction nahe des Lumens (L).

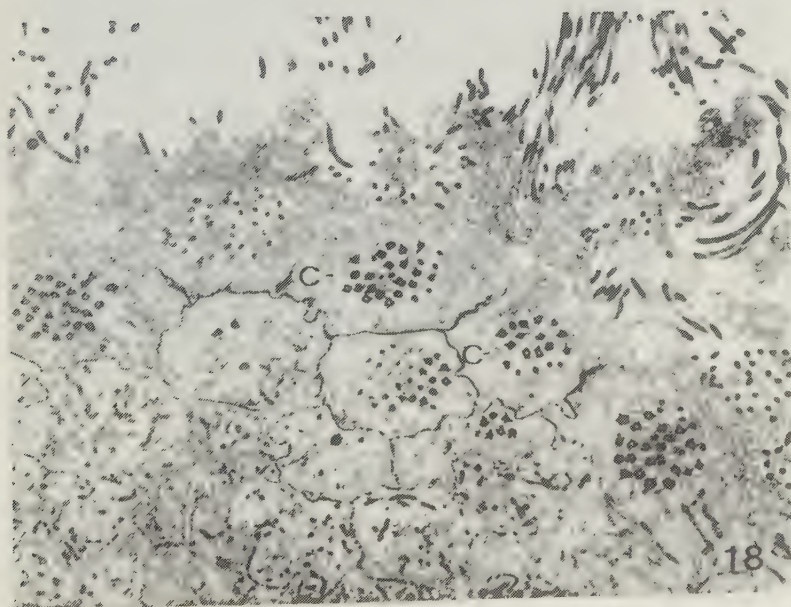
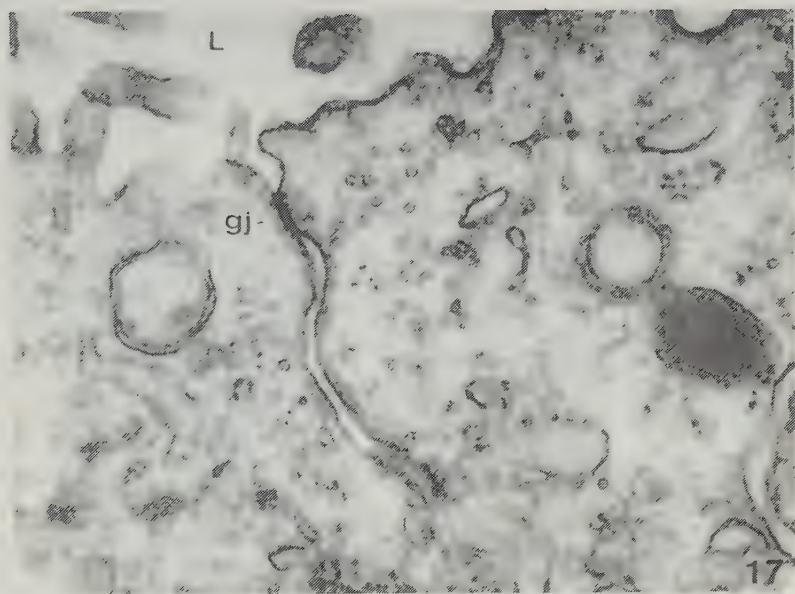
Abb. 18

Lumbalmark, sagittal, Katze, 4 Wochen

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 4 200 : 1

Die im Tangentialschnitt an der Oberfläche getroffenen Ependymzellen weisen Büschel von Zilien (C) auf.



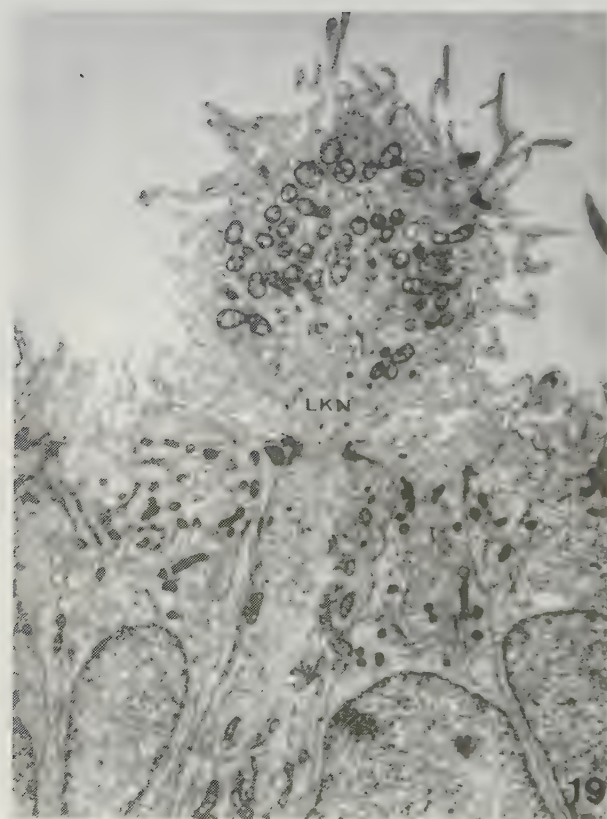


Abb. 19

Zervikalmark, quer, Katze, 8 Wochen

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 8 050 : 1

Zwischen den dorsalen Ependymzellen ragt ein Liquorkontaktneuron (LKN) ins Lumen.

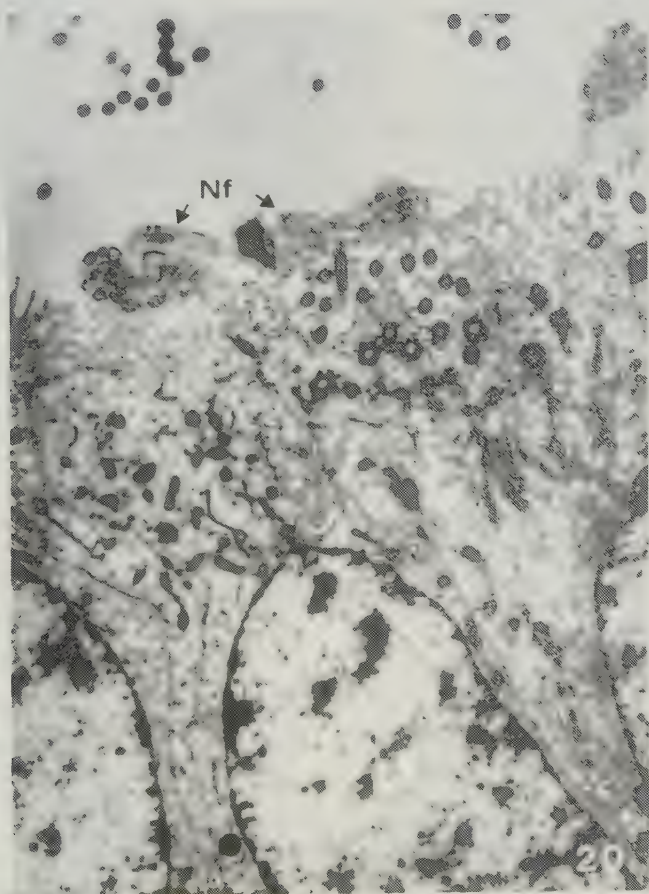
Abb. 20

Lumbalmark, quer, Katze, adult

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 9 240 : 1

Die Aufnahme ist im ventrolateralen Bereich des Zentralkanals aufgenommen und zeigt im Lumen die Fortsätze von supraependymalen Neuronen (Nf).



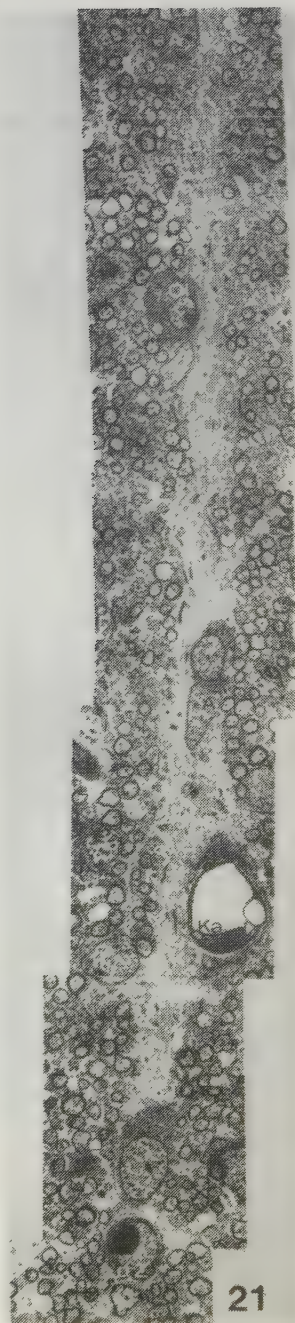
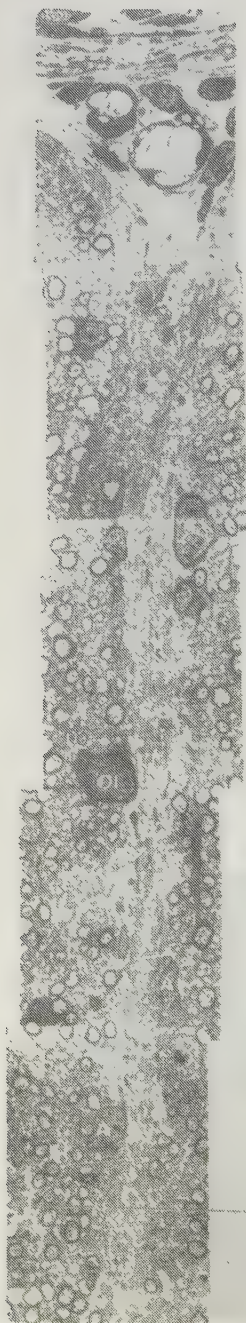


Abb. 21

Zervikalmark, quer, Katze, 14 Tage

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 1 190 : 1

Abgebildet ist das dorsale Drittel des Septum medianum dorsale (Sd). Im Septum sind neben den Zellfortsätzen Astrozyten (A), Oligodendrozyten (Ol), eine Kapillare (Ka) und eine degenerierte Zelle (dZ) mit pyknotischem Kern zu sehen.

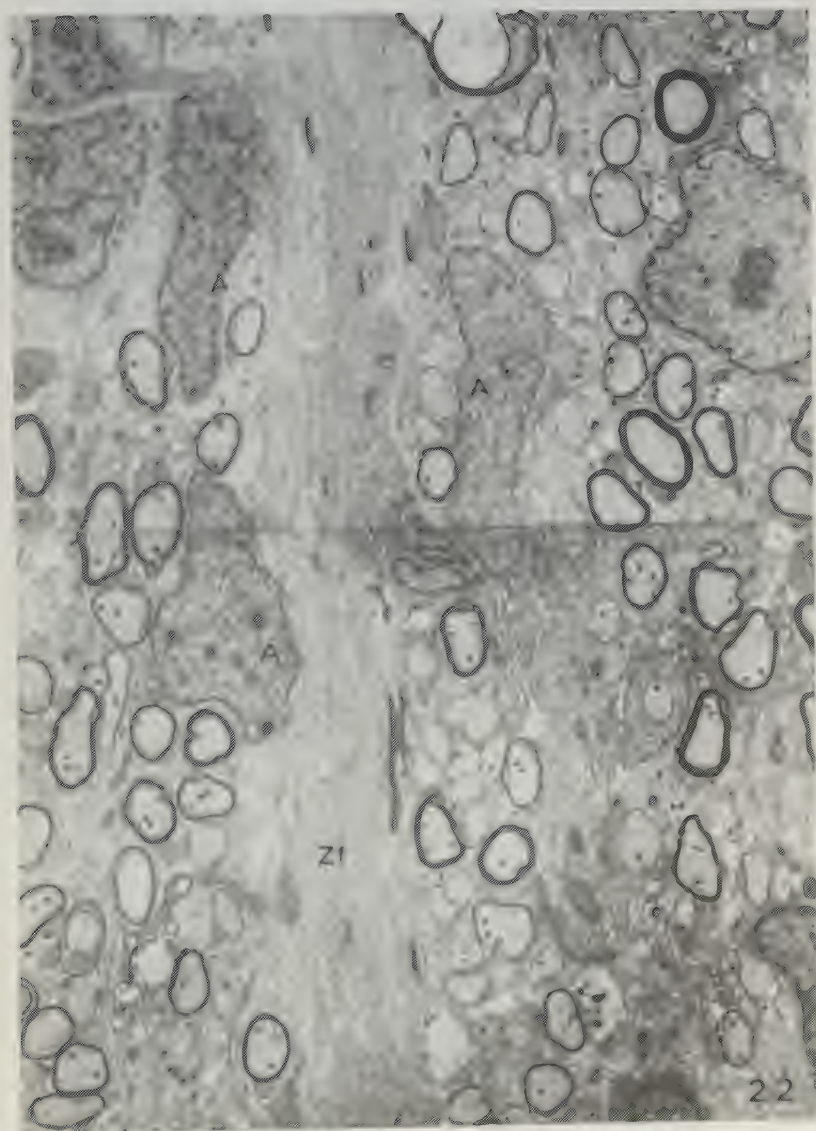
Abb. 22

Zervikalmark, quer, Katze, neugeboren

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 5 320 : 1

Die Abbildung zeigt die Zellfortsätze (Zf) des dorsalen Septums in stärkerer Vergrößerung. Am Rand des Septums liegen Astrozyten (A).



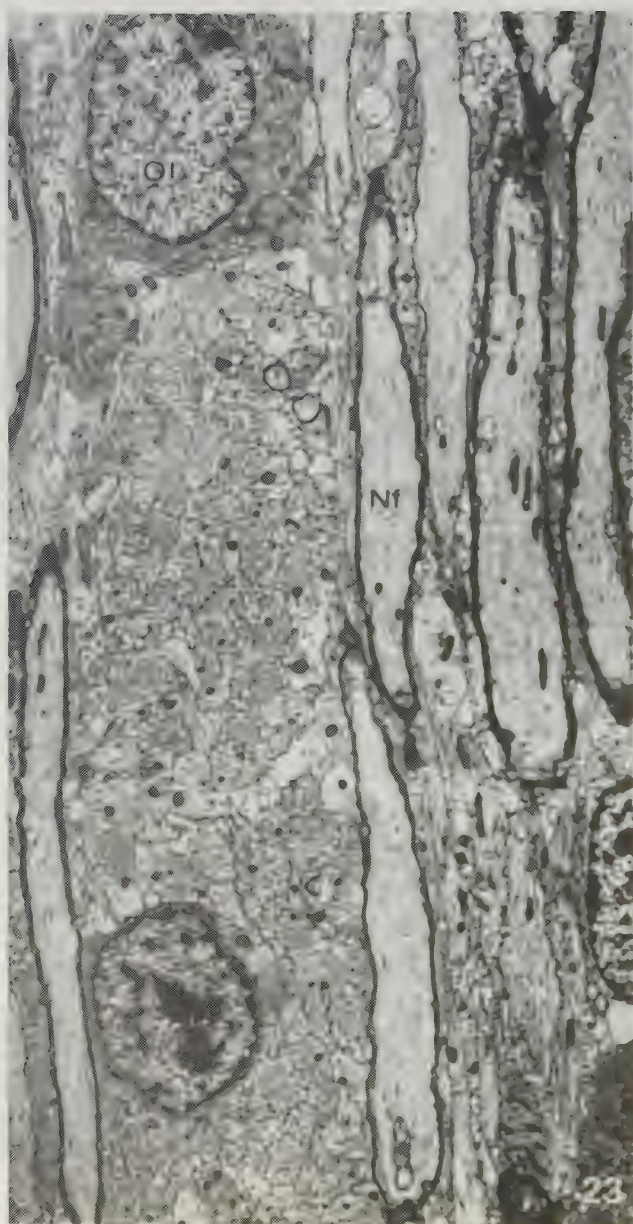


Abb. 23

Lumbalmark, horizontal, Katze, 14 Tage

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 5 430 : 1

Im dorsalen Septum liegen von markhaltigen Nervenfasern (Nf) gesäumt, dicht gedrängt quer geschnittene Zellfortsätze. Sie weisen Filamente und Mikrotubuli auf. Links oben ist ein Oligodendrozyt (Ol) abgebildet.

Abb. 24

Zervikalmark, horizontal, Katze, adult

Blockkontrastierung: Uranylacetat nach KARNOVSKY

Vergrößerung: 10 780 : 1

Die Zellfortsätze sind im Gegensatz zur vorhergehenden Abbildung dicht mit Filamenten (F) besetzt. Zwischen den Fortsätzen liegen Astrozyten (A).





G. Literaturverzeichnis

AGDUHR, E. (1922):

Über ein zentrales Sinnesorgan (?) bei den Vertebraten.

Z. Anat. Entwicklungsgesch. 66, 223-360

AGDUHR, E. (1932):

Choroid plexus and ependyma.

In: W. Penfield (ed.): Cytology and cellular pathology of the nervous system. Vol. 2.

P. B. Hoeber, New York, London, 537-573

BIACH, P. (1906):

Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Bau des Zentralkanales bei den Säugetieren.

Arb. Neurol. Inst. Wien. Univ. 13, 399-454

BLAKEMORE, W.F., R.D. JOLLY (1972):

The subependymal plate and associated ependyma in the dog.  
An ultrastructural study.

J. Neurocytol. 1, 69-84

BOOZ, K., K. FAULHAUER, E. DONAUER, F. NIELAND (1979):

Morphologische Veränderungen am Zentralkanal der Katze nach Kaolin-Injektion in die Cisterna magna.

Z. mikrosk. anat. Forsch. Leipz. 93, 643-661

BRIGHTMAN, M.W., S.L. PALAY (1963):

The fine structure of ependyma in the brain of the rat.

J. Cell Biol. 19, 415-439

BRIGHTMAN, M.W., T.S. REESE (1969):

Junctions between intimately apposed cell membranes in the vertebrate brain.

J. Cell Biol. 40, 648-677

BRIGHTMAN, M.W., L. PRESCOTT, T.S. REESE (1975):

Intercellular junctions of special ependyma.

In: Brain-endocrine interaction II. The ventricular system in neuroendocrine mechanisms. Int. Symp. Shizuoka 1974.

Knigge, K.M., Scott, D.E., Kobayashi, H., Ischii, S. (eds.):  
Basel: Karger 1975, 146-165

CAJAL, S.R. (1952):

Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés.  
Vol. 1.

Instituto Ramón y Cajal, Madrid, 619-628

CAMMERMEYER, J. (1966):

Morphologic distinctions between oligodendrocytes and microglia cells in the rabbit cerebral cortex.

Am. J. Anat. 118, 227-248

DAVIDOFF, M., G.P. GALABOV (1974):

Lysosomen und lysosomale Enzyme im ZNS der Ratte.

Prog. Histochem. Cytochem. 6 (2), 1-64

FLEISCHHAUER, K. (1960):

Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen an der Faser-  
glia; I. Beobachtungen an den Wandungen der Hirnventrikel der Katze  
(Seitenventrikel, III. Ventrikel).

Z. Zellforsch. 51, 467-496

FLEISCHHAUER, K. (1966):

Über die postnatale Entwicklung der subependymalen und marginalen Gliafaserschichten im Gehirn der Katze.

Z. Zellforsch. 75, 96-108

GEYER, G. (1977):

Handbuch der Histochemie. Teil 1/3.

Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York

HAJÓS, F., A. FEMINGER, E. BASCÓ, É. MEZEY (1982):

Transport of horseradish peroxidase by processes of radial glia from the pial surface into the mouse brain.

Cell Tissue Res. 224, 189-194

HORSTMANN, E. (1954):

Die Faserghia des Selachiergehirns.

Z. Zellforsch. 39, 588-617

KAMIMURA, T. (1933):

Die Verteilung der Neuroglia im menschlichen und tierischen Rückenmark.

Folia psychiatr. Neurol. Jpn. I, 86-99

KASANTIKUL, V., M.G. NETSKY, A.E. JAMES (1979):

Relation of age and cerebral ventricle size to central canal in man. Morphological analysis.

J. Neurosurg. 51 (1), 85-93

KEIBEL, F. (1912):

The development of the sense-organs.

In: Keibel, F., F.P. Mall (eds.): Manual of human Embryology.

Philadelphia, Lippincott 2, 180-290

KLINKERFUSS, G. (1964):

An electron microscopic study of the ependyma and subependymal glia of the lateral ventricle of the cat.

Am. J. Anat. 115, 71-100

KOELLIKER, A. v. (1896):

Handbuch der Gewebelehre des Menschen.

Bd. II: Nervensystem der Menschen und der Tiere.

Engelmann Leipzig

KOHNO, K. (1969):

Electron microscopic studies on Reissner's Fiber and the ependymal cells in the spinal cord of the rat.

Z. Zellforsch. 94, 565-573

KOIZUMI, J. (1974):

Glycogen in the central nervous system.

Prog. Histochem. Cytochem. 6 (4), 1-37

KULENKAMPFF, H., F. KRBK (1959/60):

Morphologische Untersuchungen an Glia und Ependym des Mäuserückenmarkes.

Z. Anat. Entwicklungsgesch. 121, 165-178

LEONHARDT, H. (1976):

Die Liquorkontaktfortsätze im Zentralkanal des Rückenmarkes.

Eine raster- und transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung am Kaninchen.

Z. mikrosk. anat. Forsch. (Leipz.) 90, 1-15

LEONHARDT, H., B. KRISCH (1979):

Elektronenmikroskopische Befunde an den inneren Liquorgrenzflächen.

In: Dommasch, D. und H.G. Mertens (Hrsg.): Die Cerebrospinalflüssigkeit - CSF.

Thieme, Stuttgart, 3-6

LEONHARDT, H. (1980):

Ependym und Circumventriculäre Organe.

In: A. v. Oksche (Hrsg.): Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Bd. IV/10 Neuroglia I.

Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 177-666

MAXWELL, H. (1978):

An on-grid method for the specific demonstration of glycogen in electron microscopy.

Med. Lab. Sci. 35, 201

NAKAYAMA, Y., K. KOHNO (1974):

Number and polarity of the ependymal cilia in the central canal of some vertebrates.

J. Neurocytol. 3, 449-458

OHTSUKI, K. (1972):

Scanning electron microscopic studies on rabbit's spinal cord by resin cracking method.

Arch. Histol. Jpn. 34, 405-415

OKSCHE, A. v. (1958):

Histologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ependyms, der Glia und der Plexus chorioidei für den Kohlenhydratstoffwechsel des ZNS.

Z. Zellforsch. 48, 74-129

RAKIC, P. (1972):

Mode of cell migration to the superficial layers of fetal monkey neocortex.

J. Comp. Neurol. 145, 61-84

RETZIUS, G. (1891):

Zur Kenntnis der Ependymzellen der Centralorgane.

Verh. biol. Verein Stockholm 3, 103-116

ROESSMANN, U., M.E. VELASCO, S.D. SINDELY, L. GAMBETTI (1980):

Glial fibrillary acidic protein (GFAP) in ependymal cells during development.

Brain Res. 200, 13-21

ROMEIS, B. (1968):

Mikroskopische Technik. 16. Aufl.

R. Oldenbourg-Verlag München, Wien

SANDRI, C., K. AKERT, M.V. BENNETT (1978):

Junctional complexes and variations in gap junctions between spinal cord ependymal cells of a teleost. *Sternarchus albi-frons* (Gymnotoidei).

Brain Res. 143 (1), 27-41

SARNAT, H.B., J.F. CAMPA, J.M. LLOYD (1975):

Inverse prominence of ependyma and capillaries in the spinal cord of vertebrates: a comparative histochemical study.

Am. J. Anat. 143, 439-450

SEITZ, R., G. SCHWENDEMANN, J. LÖHLER (1980):

Experimentelle Infektion der Maus mit dem Sendai-Virus (Parainfluenza-I-Virus). Beteiligung von Rückenmark und Spinalganglien.

Curr. Top. Neuropathol. 6, 61-75

SEITZ, R., J. LÖHLER, G. SCHWENDEMANN (1981):

Ependyma and meninges of the spinal cord of the mouse. A light- and electron-microscopic study.

Cell Tissue Res. 220, 61-72

SPATZ, H. (1918):

Beiträge zur normalen Histologie des Rückenmarks des neugeborenen Kaninchens mit Berücksichtigung der Veränderung während der extrauterinen Entwicklung.

Histol. Arb. Großhirnrinde, Jena 6, 477-604

STURROCK, R.R. (1981):

An electron microscopic study of the development of the ependyma of the central canal of the mouse spinal cord.

J. Anat. 132 (1), 119-136

SULZMANN, R. (1961):

Zur Morphologie des Ependyms im Zentralkanal des Hundes.

Anat. Anz. 109, 351-357

TAKEICHI, M. (1966):

The fine structure of ependymal cells. Part 1: The fine structure of ependymal cells in the kitten.

Arch. Histol. Jpn. 26, 483-505

TENNYSON, V.A., G.D. PAPPAS (1962):

An electron microscope study of ependymal cells of the fetal, early postnatal and adult rabbit.

Z. Zellforsch. 56, 595-618

VIGH, B., I. TEICHMANN, B. AROS (1969):

Das Paraventrikularorgan und das Liquorkontakt-Neuronensystem.

Anat. Anz. 125, Erg.-H., 683-688

VIGH, B., I. VIGH-TEICHMANN (1971):

Structure of the medullo-spinal liquor contacting neuronal system.

Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 22, 227-243

VIGH, B., I. VIGH-TEICHMANN (1973):

Comparative ultrastructure of the cerebrospinal fluid-contacting neurons.

Int. Rev. Cytol. 35, 189-251

Für die Überlassung des Themas und die mir stets gewährte Hilfe und Unterstützung danke ich Herrn Prof. Dr. G. Böhme herzlich.

Den Mitarbeitern des Instituts für Veterinär-Anatomie, -Histologie und -Embryologie danke ich für ihre Hilfsbereitschaft, insbesondere Herrn H. Rother, Frau Ch. Rückauer und Frau D. Schürmann für die Hilfe bei der Durchführung der elektronenmikroskopischen Untersuchungen und Anfertigung der Fotografien.

Frau M. Panka danke ich für die Durchführung der Schreibarbeiten beim Abfassen der Arbeit.



## Lebenslauf

Name: Timmer

Vorname: Claudia

Geburtsdatum: 8. Oktober 1952

Geburtsort: Warendorf

Staatsangehörigkeit: deutsch

Schulausbildung: 1959 - 1963 Volksschule und  
1963 - 1964 Gymnasium in Warendorf  
1964 - 1971 Gymnasium in Dachau  
1971 - 1973 Gymnasium in Warendorf  
Mai 1973 Abitur

Studium: 1973 - 1974 Physik an der Ludwig-  
Maximilian-Universität München  
1974 - 1980 Veterinärmedizin an der  
Freien Universität Berlin

Approbation: 11. Februar 1980

Berufstätigkeit: April bis Juni 1980 wissenschaftliche  
Mitarbeiterin in der Landesanstalt  
für Veterinärmedizin und Lebensmittel-  
hygiene Berlin  
Oktober 1980 bis Februar 1981 und  
Oktober 1981 bis Februar 1982  
Lehrauftrag für die anatomischen  
Präparierübungen im Institut für  
Veterinär-Anatomie, -Histologie und  
-Embryologie der Freien Universität  
Berlin









